ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН
РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ
А. Е. Васильев, К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров (*зам. главного редактора*), Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN
EDITORIAL BOARD
A. E. Vassilyev, K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov (*Associate Editor*), G. P. Yakovlev

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева, О. В. Гусихина* и *Н. И. Журавлева*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 10: 19.10.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 19.10.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.0. Уч.-изд. л. 15.3. Тираж 337 экз. Тип. зак. № 1350. С 201

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

УДК 581.526. 42

© В. И. Василевич

СУХОТРАВНЫЕ СОСНЯКИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

V. I. VASILEVICH. DRY HERB PINE FORESTS IN THE EASTERN EUROPE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vlvasilevich@yandex.ru
Поступила 03.04.2009

В подзонах южной тайги, хвойно-широколиственных лесов и лесостепи Восточной Европы встречаются сосновые леса, в травяном ярусе которых присутствует специфичная группа видов. Эта группа видов характеризует ассоциацию сухотравных сосняков. Асс. Diantho-Pinetum Krausch 1962, описанная на севере Германии, очень удачно отражает флористическое своеобразие сухотравных сосняков севера Центральной и Восточной Европы. На всем ареале этой ассоциации сохраняется основное ядро характерных видов. Это ядро включает *Dianthus arenarius, Veronica spicata, Astragalus arenarius, Jasione montana, Viola rupestris, Gypsophila fastigata, Koeleria glauca, Dracocephalum ruyschiana, Artemisia campestris.* Большинство этих видов имеют фитоценотический и экологический оптимум в боровых пустошах, хотя и заходят в остепненные луга и луговые степи.

Ключевые слова: сухотравные сосняки, Diantho-Pinetum, боровые пустоши, остепненные луга, Восточная Европа.

Сосняки, в которых присутствуют южноборовые виды (*Dianthus arenarius,*[1] *Astragalus arenarius, Veronica spicata, Pulsatilla patens, Viola rupestris, Gypsophila fastigata, Koeleria glauca, Dracocephalum ruyschiana)*, встречаются спорадически в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. Впервые на южноборовые виды обратил внимание Д. И. Литвинов (1914). Он обнаружил их присутствие в сухих сосняках в окрестностях г. Луги Ленинградской обл. и считал их реликтами «степного послеледникового периода». В. А. Монюшко (1927) привел для Сорокового бора, расположенного недалеко от восточного берега Чудского озера, следующие виды: *Veronica spicata, Dianthus arenarius, Jasione montana, Thymus serpyllum, Pulsatilla patens, P. pratensis, Scorzonera humilis, Koeleria glauca, Viola rupestris, Hieracium echioides, Helichrysum arenarium, Gypsophila fastigata, Astragalus arenarius, Silene chlorantha, Eremogone saxatilis* (*Arenaria graminifolia*), *Achyrophorus maculatus, Hypochoeris radicata.* Он писал, что в то время Сороковой бор был почти полностью вырублен, а это и определило пышное развитие южноборовых видов. Южноборовые виды не являются лесными. Они успешно развиваются после нарушений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов при вырубках и пожарах. Затем после восстановления мохово-лишайникового яруса их обилие сильно сокращается, и они остаются в основном по краям лесных дорог и на участках, лишенных толстого слоя подстилки, покрова мхов и лишайников. Часть этих видов, несомненно, имеет степную природу, но в отношении времени их появления в сосновых лесах среди флористов нет единого мнения. С. С. Ганешин (1927) считал, что эти виды проникли в лужские сосняки вместе со степняками с запада и юго-запада через сосновые боры Гдовского уезда, Прибалтики и Полесья. З. Н. Смирнова (1928) первая дала геоботаническую характеристику сухотравных сосняков. В западном Кингисеппском р-не Ленинградской обл. она описала асс. Pinetum herboso-cladinosum с *Veronica spicata, Pulsatilla pratensis, Dianthus arenarius, Jasione montana, Gypsophila fastigata.* Несколько позднее сухотравные сосняки Лужского уезда охарактеризовал Ф. В. Самбук (1930).

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

По этим материалам Ю. Д. Цинзерлинг (1932) в своей монографии о растительности Северо-Запада привел асс. Pinetum sicco-herboso-cladinosum. Он отмечал, что такие ценозы широко распространены в окрестностях г. Луги, в Гдовском уезде, в низовьях р. Луги. Позднее, в 1940—1950-х годах изучением флоры сухотравных сосняков занимался Н. А. Миняев (1962). А. А. Ниценко (1959) обнаружил сухотравные сосняки по р. Оять в Ленинградской обл., на границе между средней и южной тайгой. С. Г. Самбук (1986) дал краткую характеристику этих сосняков по материалам из Лениградской и Псковской областей.

В Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН имеются описания сообществ этих сосняков с территории Северо-Запада, Кировской, Брянской областей, из Бузулукского бора на границе Самарской и Оренбургской областей. Сухотравные сосняки лишайниковые, зеленомошные и лишайниково-зеленомошные на территории Северо-Запада наиболее хорошо представлены в Лужском р-не Ленинградской обл. В Сяберском заказнике они занимают песчаные холмы между озерами Сяберо, Званы, Горнешенское, Завердужье, Пелюга, Мужа. Также сухотравные сосняки были встречены на песчаных холмах на берегу р. Луга у пос. Затуленье, на песчаном возвышенном плато между Толмачево и Лугой, на песчаных холмах к северо-востоку от оз. Липовое. Были описаны такие сосняки по р. Оять в окрестностях Алеховшины в Лодейнопольском р-не и около пос. Будогощь в Киришском р-не Ленинградской обл., но эти сосняки не посещали геоботаники с конца 1950-х годов, и их судьба не известна. Встречаются они в некоторых районах Псковской обл. (Сороковой бор в Гдовском р-не и окр. пос. Опухлики в Невельском р-не), но там разнообразие южноборовых видов значительно ниже.

Древесный ярус высотой до 20 м и более представлен сосной, за редким исключением с единичной примесью березы. Сомкнутость крон 0.4—0.6. В подросте до 10—15 % покрытия — сосна, а в подлеске — можжевельник (до 5 %) и примесь рябины. В травяно-кустарничковом ярусе кроме перечисленных южноборовых видов постоянно встречаются *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Calluna vulgaris, Melampyrum nemorosum, Solidago virgaurea, Viola canina, Achyrophorus maculatus, Carex ericetorum, Rubus saxatilis, Pimpinella saxifraga, Chimaphila umbellata, Campanula rotundifolia, Hieracium umbellatum, Lycopodium complanatum, Arctostaphylos uva-ursi, Festuca ovina, Hieracium pilosella, Silene nutans* и др. Проективное покрытие всех видов незначительное, суммарное покрытие всего яруса до 15 %, но встречаются иногда сообщества, где покрытие брусники достигает 30 %. Такие сосняки, как правило, зеленомошные. Их немного. Проективное покрытие мохового яруса в них достигает 60 %, он представлен *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum polysetum, Ptilium crista-castrensis.* В лишайниковых сосняках проективное покрытие кустистых кладоний достигает 50 %, бокальчатых (*Cladonia gracilis, C. cornuta, C. crispata, C. deformis* и др.) и *Cetraria islandica* незначительно. Встречаются лишайниково-зеленомошные сухотравные сосняки, где проективное покрытие мхов и лишайников примерно одинаково.

Описания сухотравных сосняков Северо-Запада были собраны в 1959 г. автором и в 1978—1989 гг. сотрудниками Северо-Западной экспедиции БИН РАН. Сопоставление этих описаний довольно сложно, так как они были собраны отчасти в разных районах. Нельзя судить о динамике этих сосняков непосредственно по этим описаниям, но кое-какие соображения по этому поводу высказать можно. Средняя сомкнутость древостоя в описаниях 1959 г. — 0.3, а в описаниях 1980-х годов — 0.5. Можно считать, что эта разница достаточно точно отражает изменения, которые произошли в сухих сосняках. Сосновые леса, особенно Лужского р-на, где в течение полутора месяцев 1941 г. шли тяжелые бои, были сильно нарушены, а леса других районов Северо-Запада пострадали и от интенсивных послевоенных рубок. Явно существенным различием сухотравных сосняков этих двух временных периодов является высокое покрытие и постоянство в 1980-е годы *Juniperus communis, Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium myrtillus*, которые отсутствовали в описаниях 1959 г. Заметные изменения произошли в лишайниковом ярусе. Очень сильно возросло обилие *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, почти полностью исчез *Polytrichum piliferum*, выросло покрытие *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. Эти изменения свидетельствуют о восстановлении структуры нижних ярусов сухих сосняков. По небольшому числу описаний нельзя судить о менее сильных изменениях.

В Медведском бору Кировской обл., который занимает боровую террасу в среднем течении Вятки, у границы южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, где описания были сделаны в 1960 и 1997 гг., постоянны те же *Festuca ovina, Solidago virgaurea, Carex ericetorum, Arctostaphylos uva-ursi, Hieracium umbellatum, H. pilosella.* Южноборовые виды там представлены *Pulsatilla patens, Viola rupestris, Veronica spicata, Dianthus arenarius, Astragalus arenarius.* Из видов, отсутствующих на Северо-Западе, постоянны *Potentilla arenaria, Centaurea marschalliana*, встречаются *Artemisia austriaca, Jurinea cyanoides* (Фокин, 1929).

Сухотравные сосняки Брянской обл. содержат значительно меньше видов бореальных сухих боров. В них постоянны только *Carex ericetorum, Hieracium pilosella, Rumex acetosella.* Число южноборовых видов сравнительно невелико. Самым обильным и постоянным из них является *Koeleria glauca.* Кроме нее встречаются *Jasione montana, Viola rupestris, Potentilla arenaria, Helichrysum arenarium.* По описаниям, выполненным в этом регионе, описана субасс. Cladonio-Pinetum koelerietosum glaucae (Булохов, Соломещ, 2003), дифференциальными видами которой выступают *Astragalus arenarius, Dianthus borbasii, Chamaecytisus ruthenicus, Koeleria glauca, Helichrysum arenarium, Hieracium pilosella, Thymus serpyllum.* Встречаются в этой субассоциации *Jasione montana, Jovibarba ruthenicum, Pulsatilla patens, Carex ericetorum, Festuca ovina, Calamagrostis epigeios.*

В Бузулукском бору В. Н. Сукачев (1931) выделил асс. Pinetum cladinosum transwolgense. В редком подлеске встречаются *Cytisus biflorus, Genista tinctoria, Rhamnus catarthica.* В травяном ярусе бывают обильны *Polygonatum odoratum, Veronica spicata, Carex praecox, Festuca ovina, Koeleria cristata.* Постоянны *Pulsatilla patens, Galium verum, Vincetoxicum officinale, Gypsophila paniculata, Crepis tectorum, Viscaria vulgaris, Erigeron acer, Dianthus seguieri, Hieracium echioides, Scorzonera ensifolia.* Покрытие лишайников 50—60 %, основные виды — *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina.* Описания автора 1960 г. значительно отличаются от описаний Сукачева, но все же сходство видового состава ассоциации весьма значительно. В Бузулукском бору, расположенном в степной зоне, бореальные боровые виды представлены очень слабо. Их место занимают виды настоящих степей, но каждый из них не обилен и не постоянен.

Сопоставление сухотравных сосняков из разных частей их ареала в Восточной Европе вызвало вопросы о том, какие виды характерны для них, как они соотносятся с другими ассоциациями сосновых лесов, каков их ареал в Восточной Европе. Ассоциации сухотравных сосняков в России выделяли не по доминирующим видам травяно-кустарничкового яруса, а на основании присутствия группы видов, отсутствующих в других ассоциациях сосняков, в полном соответствии с принципами школы Браун-Бланке. Это облегчает поиск аналогов в растительности Центральной Европы.

С северо-востока Германии (земля Бранденбург-Передняя Померания) была описана асс. Diantho-Pinetum Krausch 1962. В древесном ярусе сомкнутостью 0.75 господствует низкорослая сосна с примесью *Quercus robur* и *Betula pendula*. В травяном ярусе преобладают *Festuca trachyphylla, Koeleria glauca, Corynephorus canescens*, *Avenella flexuosa*, изредка встречается *Calluna vulgaris*. Характерно закономерное присутствие видов союза Koelerion glaucae, в том числе *Dianthus arenarius, Gypsophila fastigata, Astragalus arenarius, Hieracium pilosella, Carex ericetorum*. В описаниях G. Hofmann (1964) из этого же региона обильны *Thymus serpyllum, Festuca ovina*. Асс. Koelerio-Pinetum (Steffen 1931) Krausch 1962 приурочена к мезотрофным песчаным почвам с карбонатами, но по видовому составу близка к Diantho-Pinetum (Passarge, Hofmann, 1968). Только *Salvia pratensis* и *Fragaria viridis* свидетельствуют о несколько более степном характере этой ассоциации.

В асс. Carici-Pinetum Hofmann 1960 обильны *Carex humilis, Festuca ovina* и *F. trachyphylla*, постоянны *Stipa capillata, Carex supina, Potentilla arenaria, Phleum phleoides, Sedum acre, Euphorbia cyparissias, Poa angustifolia, Hieracium pilosella, Rumex acetosella, Thymus serpyllum, Helichrysum arenarium, Pleurozium schreberi* (Hofmann, 1964). В этой ассоциации явно преобладают виды луговых и настоящих степей. В асс. Stipo-Pinetum sylvestris (Knapp 1944) Hofmann 1962 степные виды играют примерно такую же роль, как и луговые. В ней присутствуют *Potentilla arenaria, Stipa capillata, Carex supina, Asparagus officinalis, Festuca trachyphylla, Campanula rotundifolia, Anthoxanthum odoratum, Agrostis tenuis, Poa pratensis*. В польских публикациях по сосновым лесам только A. Czerwinski (1970) приводит для пущи Курпиовской лишайниковые сосняки с *Gypsophila fastigata, Koeleria glauca, Dianthus arenarius, Scleranthus perennis, Arenaria graminifolia*. На территории бывшей Восточной Пруссии H. Steffen (1931) описал сосновые леса с *Astragalus arenarius, Potentilla arenaria, Veronica spicata, Dracocephalum ruyschiana*. Cladonio-Pinetum субасс. Corynephorus canescens var. Hieracium pilosella из видов Diantho-Pinetum содержит только *Jasione montana* (Heinken, Zippel, 1999). Diantho-Pinetum, по сути дела, идентична сухотравным соснякам Северо-Запада.

Какие же виды свойственны сухотравным соснякам в Восточной Европе, что можно считать характерными видами этих сосняков? Для ответа на этот вопрос была просмотрена многочисленная литература по сухим соснякам с территории Европейской России, Украины и Белоруссии. В большей части работ отсутствуют фитоценотические таблицы, но приводятся списки наиболее обильных и постоянных видов, что позволяет оценить, какие виды имеют в этих борах фитоценотический оптимум. В эту группу нужно включить, прежде всего, *Dianthus arenarius*, которая встречается по всему ареалу сухотравных сосняков в Восточной Европе. Она идет дальше на север, чем другие виды этой группы. Л. А. Соколова (1937) нашла ее в лишайниковых сосняках Онего-Северодвинского водораздела, но без других сухотравных видов, что недостаточно, чтобы считать такие сосняки сухотравными. Очень обычны в сухотравных сосняках *Koeleria glauca, Pulsatilla patens, Veronica* *spicata, Viola rupestris.* Европейский вид *Jasione montana* часто встречается в сухотравных сосняках и идет на восток до Татарстана.

Виды, фитоценотический оптимум которых находится в настоящих степях (*Potentilla arenaria, Centaurea sumensis, Jurinea cyanoides, Hieracium echioides)*, появляются в Нижегородской и Кировской областях и идут в сухотравных сосняках в степную зону. В работах до 1960-х годов приводится *Centaurea marschalliana*, а в более поздних работах — *C. sumensis.* По-видимому, эти виды нужно рассматривать как *Centaurea marschalliana* agg. по аналогии с тем, как часто поступают европейские геоботаники в последнее время. Ряд видов, широко представленных в сухотравных сосняках, не являются видами, характеризующими эти сосняки. Это *Hieracium pilosella, Thymus serpyllum, Festuca ovina.* Эти виды широко представлены в обычных лишайниковых сосняках лесной зоны и идут значительно дальше на север, чем виды сухотравных сосняков.

Vincetoxicum officinale (включая *V. stepposum*) — также вид с относительно южным распространением в сухотравных сосняках; в них он отсутствует на Северо-Западе и в приокских борах Московской области. Несколько видов, довольно часто встречающихся в сухотравных сосняках, напротив, не идут в них далеко на юг. *Astragalus arenarius* встречается в сухотравных сосняках Северо-Запада (Монюшко, 1927; Самбук, 1930), Нижегородской обл. (Станков, 1928; Волкорезов, 1971, 1977; Волкорезов, Плешакова, 1974; Куприянов, Веретенников, 1975), Татарстана (Гордягин, 1921), Брянской обл. (Булохов, Соломещ, 2003). М. М. Данилова (1965) приводит этот вид для лишайниковых сосняков Северного Прикамья; там вместе с ним растут *Pulsatilla patens* и *Veronica spicata.* Аналогично распределен и *Dracocephalum ruyschiana.* Он неоднократно был отмечен в сухотравных сосняках Северо-Запада и Нижегородской обл. вместе с *Astragalus arenarius*, в Ульяновской обл. (Благовещенский, 1958), в Мордовском заповеднике (Кузнецов, 1960; Волкорезов и др., 1986). *Carlina vulgaris* (*C. biebersteinii*), кроме Нижегородской обл. и Мордовского заповедника, встречается в лишайниковых сосняках Саратовской обл.

Artemisia campestris, имеющая оптимум в боровых пустошах, довольно широко распространена в сухотравных сосняках Восточной Европы. В лесостепи встречается также *A. marschalliana* (Благовещенский, 1958 — Ульяновская обл.; Савенко с соавт., 2007 — Самарская обл.). Имеет оптимум в боровых пустошах и *Helichrysum arenarium*, но он нередок в сухотравных сосняках от Северо-Запада до Украины. Только на Северо-Западе в сухотравных сосняках встречаются *Pulsatilla pratensis*, а *Gypsophila fastigata* еще и на Украине (Воробьев, 1927; Поварніцын, 1971).

В степи и лесостепи в сухотравных сосняках появляется значительное число видов, но их состав сильно различается в каждом регионе; они не постоянны и не обильны. С одной стороны, на более богатых и несколько более влажных почвах внедряются виды суборей (*Polygonatum odoratum, Achyrophorus maculatus, Calamagrostis arundinacea, Convallaria majalis*), а с другой стороны — виды луговых и настоящих степей (*Filipendula vulgaris, Achillea gerberi, Campanula sibirica, Medicago falcata, Trifolium montanum, Verbascum lychnitis, Koeleria cristata, Stipa pennata, Phlomis tuberosa).*

Флора сухотравных боров очень слабо специфична. Почти все виды сухотравных боров широко распространены в остепненных лугах и луговых степях. К группе видов южных и остепненных лугов относится *Carlina vulgaris*, шире представлена группа видов остепненных лугов и луговых степей (*Potentilla arenaria, Silene wolgensis*). Нередка в сухотравных сосняках степная *Hieracium virorum.* Основная часть видов, определяющая флористическую специфику сухотравных сосняков, имеет фитоценотический оптимум в боровых пустошах (*Dianthus arenarius, Astragalus arenarius, Scleranthus perennis, Gypsophila fastigata, Jasione montana, Helichrysum arenarium, Artemisia campestris*). Только *Pulsatilla pratensis* можно считать видом, тесно связанным с сухотравными борами (Василевич, 2008). В сухотравных сосняках на большей части ареала в подлеске встречаются разные виды ракитника: *Chamaecytisus ruthenicus, C. zingeri, C. borysthenicus.* Они отчасти характеризуют географическое положение тех или иных групп сообществ, но большого диагностического значения не имеют. В северных районах постоянным компонентом сухотравных сосняков выступает *Festuca ovina*, южнее в них появляются *Festuca valesiaca, F. beckeri, F. polesica, F. trachyphylla* (в таблице — *Festuca* spp.).

Фитоценотическая таблица сухотравных сосняков

Районы	Северо-Запад		Северо-Запад 1959 г.		Брянская обл.		Бузулукский бор		Медведский бор	
Число описаний	17		7		6		10		6	
Сомкнутость крон	0.5		0.3		0.3		0.3		0.5	
Pinus sylvestris	1.0		1.0		1.0		1.0		1.0	
Betula pendula		18		14						
Подрост										
Pinus sylvestris	3	82	3	86	7	83	9	100	3	83
Betula pendula		18		14				20		33
Picea abies		12								
Populus tremula		12		14				30		
Quercus robur		35				17				17
Подлесок										
Juniperus communis	6	70							2	67
Sorbus aucuparia		12								
Frangula alnus		18								
Cytisus boristenicus					1	50				
C. zingeri							2	100	4	100
Genista tinctoria								50		
Травяной ярус										
Бореальные боровые виды										
Calluna vulgaris	4	94	5	86		17				33
Vaccinium vitis-idaea	6	53								
V. myrtillus	1	53								17
Arctostaphylos uva-ursi	1	76		28					2	83
Carex ericetorum	1	100		71		50		20		100
Antennaria dioica		24		71				10	1	33
Lycopodium complanatum		24		28						
Avenella flexuosa		24		43						
Chimaphila umbellata		18								17
Melampyrum pratense		35								17
Hieracium pilosella	1	35	1	71		83				67
Rumex acetosella		35		57		87		10		17

Продолжение таблицы

Районы	Северо-Запад		Северо-Запад 1959 г.		Брянская обл.		Бузулукский бор		Медведский бор	
Виды боровых пустошей										
Pulsatilla patens		65		14		33	1	60	2	83
Thymus serpyllum	3	94	2	86		33				
Festuca ovina	2	94	8	100						
Koeleria glauca	1	65		43	10	100	1	80		
Dianthus arenarius		53		57						67
Veronica spicata		41		28						50
Jasione montana		29		43		33				
Gypsophila fastigiata		29								
Viola rupestris		24				50		20		100
Pulsatilla pratensis		24						70		
Helichrysum arenarium		12				33		30		83
Astragalus arenarius		12								50
Artemisia campestris		6		14						
Carlina vulgaris										33
Dracocephalum ruyschiana										33
Scleranthus annuus						100				
Sedum acre					6	33				
Silene chlorantha								50		
Hypericum perforatum						33				50
Viscaria vulgaris					1	33		10		67
Степные виды										
Potentilla arenaria					1	33	1	80		83
Centaurea marschalliana								50	2	67
Jurinea cyanoides										17
Artemisia austriaca						50		70		17
Arenaria procera								40		
Stipa pennata							4	20		
Veronica teucrium								60		
Galium verum								60		
Gypsophila paniculata								70		
Scorzonera ensifolia								20		
Asparagus officinalis								10		
Euphorbia semivillosa								10		
Tragopogon brevirostris								10		
Dianthus andrzejowskianus								10		
Carex supina								10		
Phleum phleoides							1	30		
Astragalus virgatus								20		
Hieracium echioides						17		20		
Vincetoxicum herundinaria						17		50		
Dianthus borbasii						17				17
Arenaria stenophylla						33				
Silene wolgensis								40		
Ajuga genevensis						17				
Festuca spp.					8	100		90	8	100
Centaurea scabiosa								20		
Silene nutans								60		17

Продолжение таблицы

Районы	Северо-Запад		Северо-Запад 1959 г.		Брянская обл.		Бузулукский бор		Медведский бор	
Луговые виды и виды суборей										
Solidago virgaurea		70		86		50		50	1	67
Campanula rotundifolia		12		14						17
Achillea millefolium		6		28		50		10		17
Polygonatum odoratum		35						70	1	50
Convallaria majalis		24								17
Scorzonera humilis		18								
Calamagrostis epigeios		18				50		50	4	83
Anthoxanthum odoratum		6		14				20		
Achyrophorus maculatus		18		14				30		33
Viola canina		12		14						
Carex hirta					2	50				
Knautia arvensis						17				
Viola elatior						17				
Senecio jacobea										67
Hieracium fallax										50
Рудеральные виды										
Berteroa incana						33		10		
Echium vulgare						17				
Мохово-лишайниковый ярус										
Pleurozium schreberi	25	100						10	16	50
Dicranum polysetum	6	94		43		17		30	5	67
Polytrichum piliferum		18	6	71	2	50		30	1	17
P. juniperinum		29		28				10		17
Cladina arbuscula	25	82	11	100	14	62	34	100	31	100
C. rangiferina	15	88	2	57	2	50	3	40	22	100
C. stellaris	1	47								
C. uncialis	1	47							9	67
Cladonia gracilis		70								
C. cornuta		59								
C. pyxidata		12								
C. crispata		65								
C. coccifera		6		57						
C. deformis		35								
Cetraria islandica	1	59								17
Pohlia nutans		6		43	2	17				
Hylocomium splendens	1	18					3	30		17
Peltigera spuria										17

Примечание. Цифры слева в колонке — среднее проективное покрытие, %; цифры справа — постоянство, %.

Такого рода сосняки довольно широко распространены в Восточной Европе. Сухотравные сосняки начинают появляться в северной части подзоны южной тайги. В отечественной литературе их чаще всего относят к лишайниковым соснякам. Южноборовые виды обычно не обильны, и такие сосняки плохо вписываются в эколого-фитоценотическую классификацию, в которой основное значение придают обильным видам. Во флористической классификации присутствие группы видов с определенными особенностями экологии и географии — достаточное основание для выделения особых синтаксонов, в связи с чем сухотравные сосняки рассматриваются в ранге отдельных ассоциаций.

Diantho-Pinetum очень удачно отражает флористическое своеобразие сухотравных сосняков севера Центральной и Восточной Европы. На всем ареале этой ассоциации сохраняется основное ядро характерных видов. Это ядро включает *Dianthus arenarius, Veronica spicata, Astragalus arenarius, Jasione montana, Viola rupestris, Gypsophila fastigata, Koeleria glauca, Dracocephalum ruyschiana, Artemisia campestris.* Большинство этих видов имеют фитоценотический и экологический оптимум в боровых пустошах, хотя и заходят в остепненные луга и луговые степи (Василевич, 2008). Собственно степные виды (*Potentilla arenaria, Centaurea marschalliana, Jurinea cyanoides*), хотя и встречаются изредка в сухотравных сосняках, не играют в них заметной роли. Объясняется это сходством условий экотопа. И сухотравные сосняки, и боровые пустоши приурочены к бедным и сухим легким почвам, что отличает их от степей, занимающих плодородные черноземные почвы. Не все из этих видов встречаются в каждом районе распространения сухотравных сосняков, но этого и не требуется для отнесения сообществ к одной ассоциации флористической классификации. В каждом районе должно присутствовать не менее трех таких видов, а постоянство их может быть не высоко. В сухотравных сосняках подзоны хвойно-широколиственных лесов и в лесостепи роль степных видов возрастает. Распределение сосняка редкотравно-лишайникового на Русской равнине проанализировал Л. П. Рысин (1975).

Одно из самых северных местонахождений сухотравных сосняков находится в северном Прикамье, где в лишайниковом сосняке с *Calamagrostis epigeios* растут *Pulsatilla patens, Veronica spicata, Astragalus arenarius* (Данилова, 1965). На останцах среди поймы Волги в Ярославской обл. в лишайниковых сосняках встречались *Festuca valesiaca* (?), *Phleum phleoides, Centaurea scabiosa, Trifolium montanum, Viola rupestris* (Темноев, 1940). Это весьма необычное сочетание видов не имеет аналогов в других районах распространения сухотравных сосняков.

В Белоруссии в сосняке овсяницево-лишайниковом растут *Arenaria stenophylla, Dianthus arenarius, Gypsophila fastigata, Helichrysum arenarium, Jasione montana, Jurinea cyanoides, Koeleria glauca, Scleranthus annuus, S. perenne* (Юркевич, Ловчий, 1984).

Сухотравные сосняки неоднократно были описаны в Нижегородской обл. В заволжской части области в них встречаются *Astragalus arenarius, Dianthus arenarius, Dracocephalum ruyschiana, Jurinea cyanoides, Potentilla arenaria* (Станков, 1928). В приокских лесах в травяном покрове доминируют *Koeleria glauca, Jurinea cyanoides, Festuca polesica, Centaurea sumensis, Carlina biebersteinii, Thymus serpyllum.* К ним примешиваются *Astragalus arenarius, Dianthus arenarius, Vincetoxicum officinale, Dracocephalum ruyschiana, Jasione montana, Hieracium echioides, Potentilla arenaria, Veronica spicata, Campanula sibirica* (Коновалов, Поварницын, 1931; Волкорезов, Плешакова, 1974; Куприянов, Веретенников, 1975; Волкорезов, 1977, 1981). В южной части Нижегородской обл., на междуречье рек Теши и Сережи, видовой состав сухотравных сосняков меняется очень мало. Преобладают те же виды, что и в приокских сосняках, только появляются *Trifolium montanum, Phleum phleoides, Silene chlorantha* (Волкорезов, 1971).

В расположенной восточнее Республики Марий-Эл в сухом бору с лишайниковым покровом встречаются *Jasione montana, Veronica spicata* (Колпиков, 1927), *Koeleria glauca, Centaurea marschalliana, Dianthus arenarius, Viola rupestris, Veronica spicata* (Романов, 1929; Данилов, 1956; Чистяков, Денисов, 1959). В Мордовском заповеднике (Волкорезов и др., 1986) для сосняка лишайникового характерны *Koeleria glauca, Jurinea cyanoides, Dracocephalum ruyschiana, Veronica spicata,* а для сосняка остепненного, кроме этих видов — *Koeleria cristata, Centaurea marschalliana, Carlina vulgaris, Helichrysum arenarium.* Н. И. Кузнецов (1960) называл эти ассоциации сухой остепненной суборью. В Татарстане (Марков, 1948; Васильева, 1957) лишайниковые сосняки содержат большое число южноборовых видов, а виды настоящих степей в них отсутствуют, за исключением *Filipendula vulgaris* (Гордягин, 1921). Сухие сосняки Воронежского заповедника содержат только *Koeleria glauca* и *Helichrysum arenarium* (Ремезова, 1959). В Свердловской обл. в лишайниково-толокнянковом бору растут *Pulsatilla patens, Veronica spicata, Koeleria cristata, Carex supina, Adonis vernalis, Phleum phleoides* (Полуяхтов, 1958).

Келериевые боры в приокской полосе Московской обл. (Смирнов, 1937, 1940), в которых в травяном ярусе преобладает *Koeleria grandis* и имеется сплошной моховой покров из *Pleurozium schreberi*, содержат *Pulsatilla patens, Dianthus arenarius, Jurinea cyanoides, Centaurea marschalliana.* В лишайниково-зеленомошных сосняках Мещерской низменности из южноборовых видов встречаются только *Koeleria glauca, Dianthus arenarius* (Савельева, 1976, 1980). В Окском заповеднике — только *Jasione montana, Pulsatilla patens* (Чернов, 1940).

В Брянской обл. А. Д. Булохов и А. И. Соломещ (2003) выделили новую субасс. koelerietosum glaucae в центральноевропейской асс. Cladonio-Pinetum. Эта субассоциация содержит *Astragalus arenarius, Koeleria glauca, Thymus serpyllum, Jasione montana, Pulsatilla patens*. Южноборовых видов немного, но все же ее можно отнести к Diantho-Pinetum. Еще беднее южноборовыми видами асс. Pinetum cladinoso-hylocomiosum из Брянской и Смоленской областей (Гроздов, 1940). Там встречаются лишь *Pulsatilla patens, Thymus serpyllum, Veronica spicata*, но первые два из этих видов не очень тесно связны с сухотравными сосняками.

Сухотравные сосняки Ульяновской обл. были детально обследованы В. В. Благовещенским (1951, 1958). Он различал 2 ассоциации: Pinetum cladinosum substepposum с преобладанием *Koeleria glauca* и *Convallaria majalis* и Pinetum cladinosum stepposum с преобладанием *Stipa pennata* и *Festuca beckeri.* Обе ассоциации включают большое число южноборовых видов, но ковыли не свойственны сухотравным соснякам (Diantho-Pinetum) и Pinetum cladinosum stepposum — принципиально другая ассоциация, к тому же в ней полностью отсутствуют виды бореальных сосняков, встречающиеся в P. cladinosum substepposum (*Orthilia secunda, Rumex acetosella, Hieracium umbellatum*). Пристепной бор в Самарской обл. (Кудрявцева, 1963) включает ряд степных видов (*Phlomis tuberosa, Adonis wolgensis, Stipa pennata*) и несколько видов сухотравных боров (*Potentilla arenaria, Jurinea cyanoides, Pulsatilla patens*), а в сосняке-беломошнике (Савенко и др., 2007), кроме этих видов, отмечены *Artemisia marschalliana, Viola rupestris, Centaurea marschalliana, Veronica spicata, Dianthus arenarius.* Pinetum cladinosum Саратовской обл. включает большое число видов сухотравных сосняков, а степные виды представлены очень слабо (Калашников, 1927). Pinetum stepposum Саратовского Правобережья (Антонова, 1957) включает такие степняки, как *Festuca valesiaca, Anemone sylvestris, Campanula sibirica, Stipa pennata,* а также многие южноборовые виды.

В южной части Челябинской обл. (Соловьев, 1960) сухой лишайниковый бор включает большое число южноборовых видов, а степняки почти полностью отсутствуют. В окрестностях Львова (Шишова, 1954) в Pinetum collunum на песчаных почвах преобладает *Corynephorus canescens*, а из южноборовых видов встречаются только *Helichrysum arenarium* и *Jasione montana.* В Украинском правобережном Полесье в травяном ярусе сухого бора-беломошника преобладают *Corynephorus canescens* и *Helichrysum arenarium*, а южноборовые виды представлены *Jasione montana, Jurinea cyanoides, Dianthus arenarius, Gypsophila fastigata* (Воробьев, 1927). Д. Д. Лавриненко (1954) отмечает в сухих борах Украины *Koeleria glauca, Helichrysum arenarium, Dianthus arenarius, Jasione montana.*

В степной зоне сухотравные сосняки лишены почти полностью видов бореальных сосняков и видов, характерных для этих сосняков в южной части лесной зоны и лесостепи.

На юго-востоке Украины (Бельгард, 1950) в сосняке-беломошнике с суховатым разнотравьем преобладают псаммофильные степные растения: *Festuca beckeri, Thymus pallasianus, Euphorbia gerardiana, Astragalus virgatus, Tragopogon ucrainicus, Centaurea arenaria, Scabiosa ucrainica* и др. Из видов сухотравных боров лесной зоны встречаются *Koeleria glauca, Potentilla arenaria, Veronica spicata.* Лишайниковые сосняки степной зоны нельзя относить к Diantho-Pinetum. Таким образом, ареал Diantho-Pinetum охватывает север Центральной Европы, подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов и лесостепь Восточной Европы. Эта ассоциация характеризуется сочетанием видов сухотравных боров и бореальных сосняков при незначительном участии степных видов.

Виды сухотравных сосняков и боровых пустошей имеют тесные связи с флорой остепненных лугов и луговых степей. В современную южную тайгу и подзону хвойно-широколиственных лесов, где они имеют островное распространение, эти виды проникли во время потепления климата в пребореальном периоде голоцена. Часть этих видов, вероятно, входила в состав перигляциальных степей и существенно продвинулась на север вместе с разреженными сосново-березовыми лесами. В более поздние периоды голоцена сомкнутые темнохвойные и широколиственные леса отгородили степи от сосняков лесной зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Л. А. Краткая характеристика лесов Хвалынского лесхоза и основные закономерности их распределения // Уч. зап. Саратов. пед. ин-та. 1957. Вып. 28. С. 225—247.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока Украины. Киев, 1950. 263 с.

Благовещенский В. В. Лесная растительность Южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью // Уч. зап. Ульянов. пед. ин-та. 1951. Вып. 3. С. 38—92.

Благовещенский В. В. Боры-беломошники правобережной части Ульяновской области // Уч. зап. Ульянов. пед. ин-та. 1958. Т. 11. Вып. 1. С. 3—22.

Булохов А. Д., Соломещ А. И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.

Василевич В. И. Флористическая специфика остепненных лугов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 5. Геоботаника. Петрозаводск, 2008. С. 37—40.

Васильева Л. Н. Сосновые леса // Очерки по географии Татарии. Казань, 1957. С. 234—241.

Волкорезов В. И. Сосновые леса междуречья Теши и Сережи // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1971. Вып. 139. С. 36—39.

Волкорезов В. И. К вопросу об охране некоторых фитоценозов в приокских сосновых лесах Горьковской области // Тр. Горьков. сельхоз. ин-та. 1977. Т. 106. С. 58—62.

Волкорезов В. И. Приокские сосновые леса Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Горьковской области. Горький, 1981. С. 42—46.

Волкорезов В. И., Плешакова В. Н. Ботанико-лесоводственная характеристика сосновых лесов левобережной части Павловского района Горьковской области // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1974. Вып. 157. С. 67—75.

Волкорезов В. И., Миронов К. А., Чечеткин Е. В. Сосновые леса Мордовского государственного заповедника // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. 1986. С. 13—23.

Воробьев Д. В. Типы леса и лесные ассоциации Правобережного Полесья УССР // Тр. по лесному опытному делу Украины. 1927. Вып. 7. С. 59—130.

Ганешин С. С. О реликтовом характере лесов некоторых естественно-исторических районов Лужского уезда Ленинградской губернии // Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину. 1927. С. 378—401.

Гордягин А. Я. Растительность Татарской республики // Географическое описание Татарской республики. Ч. 1. Казань, 1921. С. 145—222.

Гроздов Б. В. Типы сосняков Орловской и Смоленской областей // Тр. Брянск. лесн. ин-та. 1940. Т. 2—3. С. 45—66.

Данилов М. Д. Растительность Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1956. 144 с.

Данилова М. М. Сосновые леса Северного Прикамья // Сб. работ Пермского отд. ВБО. 1965. № 2. С. 43—50.

Калашников Л. Н. К характеристике боровой растительности Кададинской лесной дачи Кузнецкого уезда Саратовской губернии // Изв. Саратов. ин-та сельского хоз. и мелиорации. 1927. Вып. 3. С. 161—197.

Колпиков М. Типологический очерк лесов района среднего и нижнего течения рек Илети и притока ее Юшута Марийской автономной области // Изв. Казан. ин-та сельского хоз. и лесоводства. 1927. № 3. С. 59—75.

Коновалов Н. А., Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Природа и хоз. учебно-опытных леспромхозов Ленинградской Лесотехн. академии. 1931. Вып. 2. С. 252—303.

Кудрявцева Е. Н. Растительный покров побережья Куйбышевского водохранилища // Берега Куйбышевского водохранилища. М.; Л., 1963. С. 70—100.

Кузнецов Н. И. Растительность Мордовского государственного заповедника // Тр. Мордов. Заповедника. 1960. Вып. 1. С. 129—220.

Куприянов Н. В., Веретенников С. С. Лишайниковые боры Ивановского заказника (Затонский лесхоз Горьковской области) // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. 1975. Вып. 3. С. 30—37.

Лавриненко Д. Д. Типы леса Украинской ССР. М.; Л., 1954. 92 с.

Литвинов Д. И. Следы степного послеледникового периода под Петроградом / Тр. Ботанического музея АН. 1914. Вып. 12. С. 246—269.

Марков М. В. Растительность Татарии. Казань, 1948. 128 с.

Миняев Н. А. О флоре сосновых боров Лужского района Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1962. Вып. 1. С. 5—16.

Монюшко В. А. К распределению растительности в Гдовском уезде // Тр. Ленингр. о-ва изучения местного края. 1927. Т. 1. С. 41—54.

Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 140 с.

Поварніцын В. О. Ліси з сосни звичаіноі // Рослинність УРСР. Ліси УРСР. Киïв, 1971. С. 18—62.

Полуяхтов К. К. Растительность Свердловской области // Уч. зап. Смоленск. пед. ин-та. 1958. Вып. 6. 317 с.

Ремезова Г. Л. Типы леса Воронежского заповедника // Тр. Воронежского заповедника. 1959. Вып. 8. С. 187—231.

Романов С. М. Лесные ассоциации южной части Марийской автономной области // Тр. студенч. научн. кружка «Любители природы» в Казани. 1929. Вып. 3. С. 104—142.

Рысин Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М., 1975. 212 с.

Савельева Л. И. Типы сосновых лесов южной части Центральной озерной Мещеры // Биол. науки. 1976. № 12. С. 94—99.

Савельева Л. И. Типы сосновых лесов Белоомутского лесничества // Почвенно-экологические исследования в сосновых лесах Мещеры. М., 1980. С. 5—24.

Савенко О. В., Саксонов С. В., Иванова А. В. Лесотипологическая классификация Узюковского лесничества Ново-Буянского лесхоза Самарской области // Актуальные проблемы геоботаники. Ч. 2. Петрозаводск, 2007. С. 162—166.

Самбук С. Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1468—1479.

Самбук Ф. В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна реки Облы, притока реки Луги // Тр. Ботанического музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 277—307.

Смирнов П. А. Геоботанические исследования в Приокской полосе Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1937. Т. 46. Вып. 4. С. 241—246.

Смирнов П. А. Флора и растительность Центрально-промышленного района // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отд. ботан. 1940. Вып. 1 (9). 39 с.

Смирнова 3. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-научн. ин-та. 1928. Вып. 5. С. 119—259.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела // Тр. БИН. Сер. 3. 1937. Вып. 2. С. 9—812.

Соловьев Ф. А. Материалы к типологии островных сосновых лесов Притоболья и южной части Челябинской области // Тр. ин-та биол. УФ АН СССР. 1960. Вып. 19. С. 77—96.

Станков С. С. Растительность Заволжья Нижегородского и Городецкого уездов и суглинисто-песчаного района Заочья // Производительные силы Нижегородской губернии. 1928. Вып. 9. С. 53—60.

Сукачев В. Н. Типы леса Бузулукского бора // Тр. и исслед. по лесному хоз. и лесной пром. 1931. Вып. 13. С. 110—241.

Темноев Н. Н. Очерк растительного покрова верхнего отрезка долины р. Волги от д. Иваньково Кимрского района до д. Н. Каменец Мышкинского района // Тр. БИН. Сер. 3. 1940. Вып. 4. С. 397—470.

Фокин А. Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край. 1929. С. 86—105.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чернов В. Н. Геоботанический очерк Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. 1940. Вып. 1. С. 3—128.

Чистяков А. Р., Денисов А. К. Типы лесов Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1959. 75 с.

Шишова Є. І. Лісні асоціації району Львіва // Наукови зап. Львів. унів. 1954. Т. 26. С. 85—104.

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф. Сосновые леса Белоруссии. Минск, 1984. 176 с.

Czerwinski A. Bory sosnowe północno-wschodniej Polski // Prace Komisji Biol. 1970. T. 33. N 5. 99 S.

Heinken T., Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (Dicrano-Pinion) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung // Tuexenia. 1999. Vol. 19. S. 55—106.

Hofmann G. Kiefernforstgesellschaften und natürliche Kieferwälder im östlichen Brandenburg. II. Natürliche Kieferwälder und Gehölze // Arc. Forstwesen. 1964. Bd 13. Hf 7. S. 717—732.

Krausch H.-D. Der Sandnelken-Kieferwald an seiner Westgrenze in Brandenburg // Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem. 1962. Hf 9. S. 141—144.

Passarge H., Hofmann G. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. II // Pflanzensoziologie. 1968. Bd 16. 298 S.

Steffen H. Vegetation von Ostpreußen // Pflanzensoziologie. Bd 1. 1931. 406 S.

SUMMARY

In the southern boreal, hemiboreal and forest-steppe zones in Eastern Europe, pine forests with a specific species group in herb layer occur. This group characterizes the association of dry herb pine forest. Ass. Diantho-Pinetum Krausch 1962, described in the Northern Germany, very aptly conveys floristic peculiarities of the dry herb pine forests in the northern Central and Eastern Europe. The core of the association characteristic species occurs throughout the geographic range of the association. The core includes *Dianthus arenarius, Veronica spicata, Astragalus arenarius, Jasione montana, Viola rupestris, Gypsophila fastigata, Koeleria glauca, Dracocephalum ruyschiana, Artemisia campestris.* Many of the species have their phytocoenotic optimum in dry grassland communities and meadow steppes.

УДК 633.2/.3.03; 631.46

© К. А. Куркин

ДЕРНООБРАЗУЮЩИЕ ВИДЫ ЛУГОВЫХ ТРАВ, ДИНАМИКА ДЕРНИНЫ, ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА УВЛАЖНЕНИЕ И АЭРАЦИЮ ПОЧВЫ (В СВЯЗИ С ТЕОРИЕЙ ДЕРНОВОГО ПРОЦЕССА)

K. A. KURKIN. TURF-FORMING MEADOW GRASS SPECIES, SOD DYNAMICS, ITS EFFECT ON SOIL MOISTENING AND AERATION (IN THE CONTEXT OF SOD PEDOGENESIS THEORY)

Дединовская опытная станция по пойменному луговодству ВНИИ кормов
140514 Московская обл., Луховицкий р-н, пос. Красная Пойма
Поступила 19.02.2009

На лугах дерновый процесс сконцентрирован в дернине, создаваемой низовыми дернообразующими злаками. В корневой массе дернины преобладают гумифицированные остатки отмерших корней. В засушливые годы их масса нарастает, а в годы обилия осадков — уменьшается. Низовозлаковая дернина иссушает почву (в среднем за сезон на 30—35 мм). На суглинистых почвах дернина ухудшает аэрацию почвы даже при нормальном увлажнении. На торфянистых лугах Барабы дернообразующие осоки имеют корневую аэренхиму, посредством которой аэрируют корнеобитаемый слой торфа даже при явном переувлажнении.

Ключевые слова: дернина, дернообразующие виды, увлажнение, аэрация, луг.

По В. Р. Вильямсу (1922) на всех лугах идет нарастающий дерновый процесс, в ходе которого луга проходят 3 стадии: корневищную («молодость луга»), рыхлокустовую («зрелость луга»), плотнокустовую («старость луга»). Далее луга превращаются в болота. Таким образом, В. Р. Вильямс рассматривает дерновый процесс как этап единого почвообразовательного процесса, идущего независимо от внешних условий (эндодинамически). Однако эта виртуальная концепция не соответствует действительности. Как ниже будет показано, на природных лугах динамика дернового процесса определяется динамикой метеорологических условий и имеет характер флуктуаций при относительно стабильном среднем уровне. Кроме того, дерновый процесс возникает не сам по себе, а создается растительностью для улавливания ресурсов, поступающих сверху. Поэтому он сконцентрирован в самом верхнем слое почвы, который дернообразующие виды трав превращают в дернину (Куркин, 1952, 1957, 1968, 2002).

Критерии дернообразующей способности луговых трав

У дернообразующих видов трав узлы кущения располагаются вблизи поверхности почвы, а отходящие от них корни большею частью имеют горизонтальную (плагиотропную) направленность. При этом они интенсивно ветвятся, образуя в дернине густую корневую сеть, которая состоит из тонких корешков, по толщине примерно равных диаметру почвенных капилляров. Это обеспечивает беспрепятственный рост корешков по ходу капилляров и одновременно закупорку последних. В дернине природных лугов может накапливаться до 300 ц/га воздушно-сухой массы корней, но около 90 % из них являются мертвыми (Куркин, 1987). Это связано с тем, что корни дернообразующих видов разлагаются медленно и тем медленнее, чем более их корни бедны азотом (Куркин, 1968; Тишлер, 1971). В частности, корни злаков и осок беднее азотом, чем корни двудольных (Куркин, 1968).

В итоге дернообразующими являются виды, которые совмещают бедность корней азотом с концентрацией их в слое дернины, с малым их диаметром и высокой степенью ветвистости. К таким видам на незаболоченных лугах относятся многие низовые злаки и некоторые виды мелких осок. Их дернообразующая способность не связана с каким либо типом кущения. Дернообразующими являются и корневищные (*Agrostis stolonifera* L., *Carex praecox* Schreb.), и корневищно-рыхлокустовые (*Festuca rubra* L., *Poa angustifolia* L.), и рыхлокустовые (*Agrostis tenuis* Sibth., *A. vinealis* Schreb.), и плотно-кустовые (*Nardus stricta* L. и др.).

Nardus stricta имеет корни двух типов: массу тонких, отходящих от узлов кущения горизонтально и формирующих дернину, а также более толстые, идущие вертикально вниз. Корни и побеги *Nardus stricta* крайне бедны азотом и потому сохраняются в течение ряда лет не разлагаясь. В связи с этим на невыпасаемых белоусниках обилие сухих отмерших побегов превышает обилие живых побегов (Куркин, 2002). Видимо, в связи с этим *Nardus stricta* имеет своеобразный тип кущения, совмещающий плотнокустовый с короткорневищным (Куркин, 2002). Благодаря этому он «уходит» от создаваемого им задернения и вместе с тем препятствует занятию конкурентами освобождаемого им места.

На торфянистых лугах Барабы основным дернообразующим видом является *Carex caespitosa* L.

Полуверховые злаки обладают слабой дернообразующей способностью в связи с тем, что их корни отходят от узлов кущения не горизонтально, а косо вниз.

Верховые (и крупные полуверховые) длиннокорневищные злаки (*Bromopsis inermis* (Leyss) Holub., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phragmites australis* (Cav.) Trim. ex Steud.) дернообразующей способностью не обладают, поскольку их корневища обычно располагаются ниже слоя дернины, а отходящие от них корни направлены вертикально вниз.

Как показывают данные табл. 1, при преобладании в травостоях низовых дернообразующих злаков (типы *1*, *2* и *3*) в слое дернины имеет место ясно выраженный

ТАБЛИЦА 1

Вертикальное распределение корневой массы (мг/см^3) в верхнем 20-сантиметровом слое почвы на лугах с различными типами задернения

Глубина, см	Тип задернения				
	1	*2*	*3*	*4*	*5*
0—2	12	57	25.3	5.5	3.4
3—5	11.5			—	—
5—7	3.8	9.6		3.8	6.4
10—12	2.6		3.1	2.8	2
15—17	—	5.1		2.2	0.6
20—22	0.7			1.3	0.3

Примечание. Типы задернения: *1* — красноовсяницевый, *2* — полидоминантный с дерниной *Festuca rubra* и *Poa angustifolia*, *3* — белоусовый (по данным М. С. Шалыта, 1950), *4* — травосмесь пырея бескорневищного (*Agropyron tenerum*) и люцерны Марусинской 425, *5* — ползучепырейная залежь; прочерк — нет данных.

максимум корневой массы, а ниже — резкое ее уменьшение (в 3—5 раз). При преобладании рыхлокустового пырея бескорневищного (*Agropyron tenerum*) максимум корней в слое дернины едва улавливается, а уменьшение их массы с глубиной весьма постепенно (табл. 1, тип *4*), на ползучепырейной залежи максимум корневой массы располагается ниже 5 см (табл. 1, тип *5*).

Большинство двудольных трав дернообразующей способностью не обладают. По А. П. Шенникову (1941) это связано с тем, что относительно толстые корни двудольных при своем росте не закупоривают имеющиеся капилляры, а, раздвигая почвенные частицы, создают некапиллярную «скважность». Кроме того, корни двудольных относительно богаты азотом, что способствует их быстрому разложению и исключает их накопление в дернине (Тоомре, 1966; Куркин, 1968).

Параметры дернины

Основными параметрами дернины являются ее мощность и степень ее плотности (Чугунов, 1940). Мощность дернины измеряется в сантиметрах и зависит от видов, ее образующих. Так мощность дернины, создаваемой *Carex praecox* и *Agrostis stolonifera*, составляет всего 1—2 см, *Festuca rubra* и *Poa angustifolia* создают дернину мощностью 5 см (табл. 1, типы *1* и *2*), а *Nardus stricta* — 7—10 см (табл. 1, тип *3*).

Степень плотность дернины может определяться или объемом корневой массы, выраженным в процентах от объема дернины (Шенников, 1925), или весом корневой массы в единице объема дернины (Шалыт, 1950). Оба способа оценки степени плотности дернины («объемный» и «весовой») не дублируют, а дополняют друг друга. Однако определение объема осложнено тем, что должно проводиться при естественном увлажнении корневой массы, тогда как вес определяется в воздушно-сухом состоянии. В связи с этим распространение получил весовой способ.

Весовая плотность дернины в значительной мере зависит от содержания в ней гумифицированных корневых остатков, поскольку они примерно в 2.7 раза тяжелее, чем живые и мертвые, но негумифицированные корни (Куркин, 1987). Так, в дернине *Nardus stricta* преобладают негумифицированные корни. В связи с этим ее весовая плотность в 2 раза ниже, чем красноовсяницево-узколистномятликовой дернины, в которой преобладают гумифицированные корневые остатки (табл. 1). Поэтому к двум основным параметрам дернины (мощность и степень плотности) целесообразно добавить третий — содержание в корневой массе гумифицированных корневых остатков (%). Нами разработана специальная методика его оценки в полях зрения микроскопа при малом увеличении (Куркин, 1952, 1987).

Динамика корневой массы дернины

По Вильямсу (1922) корни луговых трав отмирают осенью, и потому за лето не успевают полностью разложиться. «Мертвое органическое вещество» аккумулирует влагу, а это ухудшает аэрацию, что еще более замедляет процесс разложения мертвого органического вещества. В итоге идет процесс неуклонного нарастания этого вещества. Этот чисто умозрительный «механизм» дернового процесса не имеет ничего общего с тем, что происходит в природе. Отмирание корней луговых трав происходит не тотально, а лишь частично, поскольку корни 1-го порядка являются многолетними, а отмирание поглощающих корешков высших порядков происходит не столько осенью, сколько в периоды иссушения дернины летом. Далее отмирающая корневая масса в дернине не разлагается, а сначала гумифицируется, затем превращается в аморфный гумус (Тишлер, 1971). Как известно, процесс гумификации стимулируется чередованием периодов увлажнения почвы и ее иссушения (Почвоведение.., 1975). Механизм гумификации сводится к следующему. В периоды увлажнения дернины внутри клеток отмерших корней размножается грибы и бактерии (микрофлора), использующие внутреннее содержимое («мягкие ткани»), а в периоды иссушения дернины они отмирают. В итоге гумифицированные корни, сохраняя клеточную структуру, оказываются переполненными отмершей микрофлорой. Она является пищей микрофауны из семейства панцирных клещей. Но для ее использования клещи вынуждены поедать («измельчать») гумифицированные корни в целом. Экскременты клещей и представляют основу аморфного гумуса (Тишлер, 1971).

Что же касается прогнозируемого Вильямсом нарастания «мертвого органического вещества», то оно отмечается только при создании сеяных долголетних культурных пастбищ и продолжается 10—15 лет, до определенного предела (Тоомре, 1966). Это, очевидно, связано с тем, что в год посева в слое дернины имеются лишь живые корни. В последующие годы в дернине появляются сначала негумифицированные отмершие корни, затем нарастает масса гумифицированных корней, а далее наступает замедление их нарастания в связи с измельчением гумифицированных корней панцирными клещами и превращением в аморфный гумус. Равновесие между этими двумя процессами ставит предел нарастания общей корневой массы. Однако предел нарастания корневой массы не стабилен, а варьирует от года к году в зависимости от метеоусловий. В засушливые годы, когда дернина подвергается многократному иссушению, масса гумифицированных корней в ней нарастает, поскольку многократно отмирает микрофлора в клетках отмерших корней, а панцирные клещи находятся в состоянии анабиоза (Тишлер, 1971). Напротив, в годы обилия осадков, когда дернина стабильно увлажнена, масса гумифицированных корней уменьшается, поскольку отмирания микрофлоры в клетках отмерших корней не происходит, а панцирные клещи интенсивно поедают ранее гумифицированные корни, превращая их в аморфный гумус (Тишлер, 1971).

По нашим данным, в Барабинской лесостепи корневая масса дернины красноовсяницевого луга после четырехлетнего периода обилия осадков (1946—1949 гг.) содержала лишь 33 % гумифицированных остатков. На второй подряд резко засушливый год (1952) их количество возросло до 66 %, а после двух лет нормального увлажнения (1953—1954) — снизилось до 46 %.

Позднее уже в Окской пойме влияние увлажнения дернины на динамику ее корневой массы было изучено нами экспериментально в одном из опытов с режимами орошения и дозами удобрений на краткопоемном массиве, который в годы проведения опытов паводком не заливался и характеризовался естественным полидоминантным травостоем с дерниной, образованной *Festuca rubra* и *Poa angustifolia*. Опыт был заложен весной 1971 г., а образцы корневой массы (по методу М. С. Шалыта, 1950) брались в июле 1973 г. Как показывают данные табл. 2, весь этот период был явно засушливым, и дернина на неорошаемом контроле многократно подвергалась иссушению.

Обильные осадки начались в конце июля 1973 г. — уже после взятия корневых образцов (табл. 2).

В табл. 3 представлены данные микроанализа корневой массы дернины по двум контрольным вариантам: по «абсолютному» контролю (без орошения и без удоб-

ТАБЛИЦА 2

Количество осадков (мм) по месяцам вегетационных периодов 1971—1973 гг. на подопытном луговом массиве в Окской пойме

Год	Месяц					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	май—сентябрь
1971	18	50	58	24	61	211
1972	34	41	22	51	44	198
1973	20	33	122	84	61	320
Среднее многолетнее	37	52	64	59	38	252

рений) и контролю (без удобрений) на фоне режима частых поливов, при котором влажность расчетного слоя не снижалась ниже 85 % НВ (наименьшей влагоемкости), а при каждом поливе доводилась до 100 % НВ. Как показывают данные, в условиях «стабильной» засухи (без орошения) живых корней было всего 6.5 ц/га воздушно-сухой массы, а при стабильном увлажнении (при орошении) — 21.5 ц/га, мертвых негумифицированных корней соответственно 38.5 и 52.5 ц/га, а гумифицированных — 242 и 115 ц/га. Корневая масса дернины в целом при засухе возросла до 287 ц/га, а при орошении — снизилась до 189 ц/га (табл. 3).

Перехват дерниной атмосферных осадков

Вильямс (1922), исходя из высокой влагоемкости «мертвого органического вещества», рассматривал дерновый процесс как аккумулятор влаги в почве, ведущий в конечном счете к превращению лугов в болота. При этом Вильямс, видимо, не учел, что «мертвое органическое вещество» располагается не в глубине почвы, а сконцентрировано на ее поверхности в виде дернины. В связи с этим дернина играет роль не аккумулятора осадков, а их отражателя: она хотя и поглощает значительную часть осадков, но затем возвращает их обратно в атмосферу за счет прямого испарения с поверхности.

ТАБЛИЦА 3

Влияние режима увлажнения луга на корневую массу дернины

Корневая масса и ее фракции	Режим увлажнения	
	без орошения	при орошении
Корневая масса в целом	$\frac{287}{100}$	$\frac{189}{100}$
Живые корни	$\frac{6.5}{2.3}$	$\frac{21.5}{11.4}$
Мертвые негумифицированные	$\frac{35.8}{11.3}$	$\frac{52.5}{27.9}$
Гумифицированные остатки	$\frac{242}{84.3}$	$\frac{115}{60.3}$

Примечание. Числитель — ц/га воздушно-сухой массы; знаменатель, %.

По данным лизиметрических исследований, сеяные луга, созданные на пашне, расходуют 65 % влаги на транспирацию и лишь 35 % — на прямое испарение с поверхности почвы. Напротив, целинные луга с выраженной дерниной расходуют на транспирацию лишь 35 %, а 65 % влаги — на прямое испарение с поверхности дернины (Куркин, 1964).

В течение 10 лет (с 1950 по 1959 г.) нами на Убинской опытно-мелиоративной станции проводились производственные и научно-производственные опыты по омоложению лугов Барабинской лесостепи с выраженной дерниной. Особый интерес представляют те научно-производственные опыты, которые включали отвальную вспашку, при которой целинная дернина укладывалась на дно борозды, а на поверхность выворачивался незадерненный слой почвы, поскольку это позволяло количественно учесть влияние дернины на увлажнение почвы.

Первый такого рода научно-производственный опыт был заложен 17—20 июля 1951 г. на массиве узколистномятликово-солонечниково-наземновейникового луга (почва луговая солонцеватая) и включал контроль (целина), фрезерование на глубину 6—7 см и отвальную вспашку на глубину 15 см. Фрезерование проводилось болотной фрезой (ФБ-1.9) с болотными ножами, измельчавшими дернину, но оставлявшими ее на поверхности, а отвальная вспашка — целинным усиленным плугом П-5-35 с дисковыми ножами впереди корпусов и перьями на корпусах, обеспечивающими ровный отрез пластов и полный их оборот. Сразу после обработки опытные варианты были прикатаны водоналивным катком (КВГ-2.5).

Как показывают данные табл. 4, в варианте с фрезерованием на глубину 6—7 см влажность метрового слоя почвы была ежегодно ниже контрольной (на целине) в среднем на 2.24 объемных %, что соответствует потере 22.4 мм осадков. Сенокосная урожайность (в среднем) при этом приблизительно равнялась контрольной.

В варианте с отвальной вспашкой на глубину 15 см влажность метрового слоя почвы ежегодно превышала контрольную (табл. 4) в среднем на 2.6 объемных %, что соответствует ежегодному сбережению 26 мм осадков. Притом урожайность все годы превышала контрольную в среднем на 9 ц/га. С учетом транспирационных расходов на эту прибавку общее сбережение влаги от прямого испарения с поверхности почвы можно ориентировочно принять равным 30—35 мм (ежегодно).

Таким образом, «мертвое органическое вещество», расположенное у поверхности, иссушает почву, но заделанное в почву — превращается в аккумуляторы влаги (Куркин, 1964).

В 1956 г. на массиве остепненного весеннеосочково-безостокострецово-наземновейникового луга с дерниной, образованной *Carex verna* Chaix и *Poa angustifolia*, был заложен еще один научно-производственный опыт с отвальной вспашкой. Он включал контрольные (целинные) варианты и варианты с отвальной вспашкой на различную глубину. Вспашка проводилась экспериментальным двухкорпусным плугом с винтовыми отвалами, обеспечивающими полный оборот пластов независимо от глубины вспашки. Сразу после обработки пласты были прикатаны водоналивным катком.

Как показывают данные табл. 5, в среднем за 3 года (1957—1959) мелкая отвальная вспашка (на глубину 12—13 см) дала сезонное повышение влажности метрового слоя почвы (черноземовидно-луговой солонцеватой) на 1.5 объемных % (15 мм) по сравнению с контрольной целиной и прибавку урожайности, равную 5.9 ц/га воздушно-сухой массы. Более глубокая отвальная вспашка (на глубину 20 см) обеспечила почти в 2 раза более значительное среднесезонное повышение влажно-

ТАБЛИЦА 4

Послойная влажность корнеобитаемого слоя почвы и сенокосная урожайность узколистно-солонечниково-наземновейникового луга в 1954—1959 гг. в вариантах опыта с омоложением, заложенного в конце июля 1951 г. (по данным К. А. Куркина, 1964)

Глубина, см	Объемный вес, г/см^3	29.07.1954 г.			1.08.1955 г.			29.07.1956 г.		
		контроль (целина)	фрезерование на 6—7 см	отвальная вспашка на 15 см	контроль (целина)	фрезерование на 6—7 см	отвальная вспашка на 15 см	контроль (целина)	фрезерование на 6—7 см	отвальная вспашка на 15 см
Влажность почвы, объемные %										
0—20	0.79	29.5	22.1	26.5	16.7	18.8	20.2	31.2	27.5	31.8
20—40	1.05	32.2	22.5	39.0	24.9	20.3	29.2	24.2	24.9	29.7
40—60	1.16	36.7	35.4	38.2	30.1	24.1	33.6	39.0	32.2	30.7
60—80	1.3	—	—	—	33.0	36.8	32.4	31.7	33.4	30.0
80—100	1.4	—	—	—	32.1	30.8	35.0	32.4	33.9	32.5
Среднее (0—100)		32.7 (0—60)	26.7 (0—60)	34.5 (0—60)	27.4	26.2	30.1	31.7	30.4	31.9
Урожай сена, ц/га										
		19.5	29.6	35.8	9.7	7.4	15.2	20.9	18.2	33.8

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Глубина, см	Объемный вес, г/см^3	5.07.1957 г.			8.08.1958 г.			7.08.1959 г.		
		контроль (целина)	фрезерование на 6—7 см	отвальная вспашка на 15 см	контроль (целина)	фрезерование на 6—7 см	отвальная вспашка на 15 см	контроль (целина)	фрезерование на 6—7 см	отвальная вспашка на 15 см
Влажность почвы, объемные %										
0—20	0.79	Нет данных			19.9	21.2	21.7	25.7	24.5	30.3
20—40	1.05				32.2	31.0	42.6	37.9	35.1	42.2
40—60	1.16				39.6	35.0	41.8	38.1	34.7	36.5
60—80	1.3				37.2	38.0	48.0	38.1	33.7	35.5
80—100	1.4				36.2	37.5	44.0	32.9	34.7	36.3
Среднее (0—100)					33.1	32.5	39.7	34.6	32.5	36.2
Урожай сена, ц/га										
		19.0	15.2	26.0	17.0	17.9	22.0	17.9	18.3	25.1

ТАБЛИЦА 5

Послойная влажность корнеобитаемого слоя почвы и сенокосная урожайность травостоя весеннеосочково-кострецово-наземновейникового луга в 1957—1959 гг. в основных вариантах опыта с омоложением отвальной вспашкой, заложенного в июле 1956 г. (по данным К. А. Куркина, 1964)

Глубина, см	Объемный вес, г/см^3	11.07.1957 г.			9.08.1958 г.			5.08.1959 г.		
		контроль (целина)	вспашка на		контроль (целина)	вспашка на		контроль (целина)	вспашка на	
			12—13 см	20 см		12—13 см	20 см		12—13 см	20 см
Влажность почвы, объемные %										
0—20	0.79	17.1	23.8	30.5	15.9	14.8	16.7	18.2	18.1	18.3
20—40	1.00	21.5	29.0	33.2	16.3	18.5	17.1	17.2	19.2	20.3
40—60	1.10	30.5	28.6	30.7	26.3	19.8	20.5	27.2	26.2	25.9
60—80	1.30	31.7	32.5	31.0	31.4	28.4	30.2	24.5	28.0	29.0
80—100	1.37	—	—	—	23.0	28.9	29.1	28.3	27.9	28.8
Среднее (0—100)		25.2 (0—80)	28.5 (0—80)	31.4 (0—80)	22.6	22.1	22.7	23.0	23.9	24.5
Урожайность травостоя, ц/га										
		14.4	12.5	12.5	17.0	28.4	57.3	12.9	21.3	29.6

сти метрового слоя почвы (на 2.9 объемных %, т. е. на 29 мм) и более чем в 3 раза более высокую среднесезонную прибавку урожайности (18.5 ц/га).

Таким образом, данный опыт подтвердил, что целинная дернина не аккумулирует влагу, а, наоборот, снижает ее запасы в почве. Кроме того опыт показал, что «мертвое органическое вещество» становится эффективным аккумулятором влаги при заделке его на достаточную глубину от поверхности почвы.

Влияние дернины на аэрацию почвы

Дернина незаболоченных лугов ухудшает аэрацию нижележащих горизонтов почвы, затрудняя проникновение атмосферного воздуха и биологически поглощая содержащийся в нем кислород. Степень ухудшения аэрации зависит от мощности и плотности дернины, а также от гранулометрического состава почвы.

Так, *Carex praecox* имеет тонкую сквозистую дернину и доминирует на супесчаных почвах. В связи с этим *Bromopsis inermis*, весьма требовательный к аэрации почвы, даже при максимальном проективном покрытии *Carex praecox* встречается как содоминант (табл. 6).

В противоположность этому *Festuca rubra* образует плотную дернину мощностью 5 см и доминирует на суглинистых почвах. Поэтому *Bromopsis inermis* даже при низком покрытии *Festuca rubra* встречается лишь в небольшом обилии, а с повышением проективного покрытия *Festuca rubra*, *Bromopsis inermis* исчезает полностью (табл. 6).

Влияние дернины на аэрацию нижележащих горизонтов почвы существенно меняется в зависимости от метеорологических условий. При обилии осадков насыщенная влагой дернина слабо проницаема для атмосферного воздуха и притом биологически активно поглощает из него кислород. Напротив, в условиях засухи дернина подвергается полному иссушению. В связи с этим она становится хорошо

ТАБЛИЦА 6

Максимальное проективное покрытие *Bromopsis inermis* в зависимости от проективного покрытия дернообразующих видов (по данным К. А. Куркина, 2002)

Дернообразующий вид/почва	Проективное покрытие дернообразующего вида, %			
	10	20	30—40	50—60
Carex praecox (супесчаная)	60	50	25	12
Festuca rubra (суглинистая)	4	2.5	0	—

проницаемой для атмосферного воздуха, а биологическое поглощение из него кислорода практически отсутствует. Так, в Барабинской лесостепи под дерниной монодоминантного красноовсяницевого луга (45 % проективного покрытия *Festuca rubra*) на третий подряд обильный осадками 1948 г. сформировался глеевый горизонт — индикатор полного анаэробиозиса. Однако уже на второй подряд резко засушливый 1952 г. оглеение под дерниной полностью исчезло (Куркин, 1976). На остепненном полидоминантном лугу с менее развитой дерниной (общее проективное покрытие дернообразующих видов 10—15 %) в 1948 г. оглеения под дерниной не было, но глубокостержнекорневой *Peucedanum morisonii* Bess. был явно угнетен (только вегетировал) и имел лишь 4 % проективного покрытия.

В 1952 г. он увеличил свое проективное покрытие до 10 % и имел много генеративных особей (около 200 на 100 м^2).

В Барабинской лесостепи широкое распространение имеют торфянистые луга (травяные болота), на которых в обильные осадками годы вода стоит выше поверхности торфа. Казалось бы торфы этих лугов должны характеризоваться полным анаэробиозисом. Однако целый ряд экологических показателей свидетельствует об обратном.

Для торфов травяных болот (торфянистых лугов) характерна высокая степень разложения. Так, по данным Ю. В. Ерковой (1957), в среднем по Западной Сибири степень разложения торфов травяных болот составляет 40—45, а гипновых — лишь 20—22 %.

Об интенсивности аэрации торфов травяных болот (торфянистых лугов) Барабы свидетельствует высокая энергия в них такого аэрофильного процесса, как процесс нитрификации. Под травостоями целинных незаболоченных лугов в нормальные по увлажнению годы нами обнаруживались лишь следы нитратов (поскольку они поглощались травостоями по мере появления), а под мощными травостоями торфянистых лугов (травяных болот) нами обнаружено заметное количество нитратов (Куркин, 1976). Индикатором обилия нитратов является участие в этих травостоях таких нитратофилов, как *Mulgedium sibiricum* Cass. ex Less. и *Sonchus arvensis* var. *uliginosus* (M. Bieb.) Trautv.

Аэраторами торфов травяных болот (торфянистых лугов) являются, видимо, такие гидрофильные доминанты-эдификаторы, как *Carex caespitosa* и *Phragmites australis*, имеющие хорошо развитую аэренхиму (Куркин, 1954, 1967). Нами установлено, что при уничтожении растительности торфянистых лугов (травяных болот) при создании паровых площадок в торфе исчезают даже следы нитратов, а на паровых площадках незаболоченных лугов, наоборот, идет накопление нитратов. Имеются данные, что по аэрехиме воздух поступает под давлением (Куркин, 1967). Можно предположить, что при этом в почву поступает воздух, обогащенный кислородом, образующимся в листьях при фотосинтезе.

Заключение

Дерновый процесс на лугах сконцентрирован в самом верхнем слое почвы, который низовые дернообразующие злаки превращают в дернину, используя ее для перехвата ресурсов, поступающих сверху, у более высокорослых и более глубокоукореняющихся видов трав.

В корневой массе дернины настоящих и остепненных лугов преобладают гумифицированные остатки отмерших корней. В годы обилия осадков, когда дернина стабильно увлажнена, масса гумифицированных остатков в ней уменьшается (за счет зоогенного измельчения и превращения в аморфный гумус), а в засушливые годы, когда дернина подвергается сильному иссушению, масса гумифицированных остатков в ней возрастает.

Дернина обладает повышенной влагоемкостью, и потому перехватывает значительную часть выпавших осадков, но бóльшую часть поглощенной влаги быстро теряет за счет прямого испарения с поверхности, что приводит к иссушению нижележащих горизонтов и почвы в целом.

На незаболоченных лугах с суглинистыми почвами низовозлаковая дернина существенно ухудшает аэрацию нижележащих горизонтов почвы (особенно в обильные осадками годы).

В противоположность незаболоченным лугам, в торфянистых лугах (травяных болотах) дернообразующие гидрофиты, обладающие хорошо развитой аэренхимой, создают в переувлажненных торфах высокую степень их аэрации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вильямс В. Р. Основы земледелия. Ч. 2. Естественно-научные основы луговодства или луговедение. М., 1922. 228 с.

Еркова Ю. В. Виды торфа // Торфяные месторождения Западной Сибири. М., 1957. С. 45—70.

Почвоведение / Под ред. И. С. Кауричева. 2-е изд. М., 1975. 486 с.

Куркин К. А. Луга Барабы и их омоложение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 14 с.

Куркин К. А. Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.) // Вестн. МГУ. 1954. № 12. С. 88—93.

Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957. 148 с.

Куркин К. А. Поверхностная обработка как способ сбережения влаги в почве засоленных лугов Барабы // Почвоведение. 1964. № 3. С. 77—90.

Куркин К. А. Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфянистых лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 24—31.

Куркин К. А. Эдификаторы и асектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 1. С. 28—41.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Куркин К. А. Методика структурно-функционального анализа корневой массы луговых фитоценозов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 83—94.

Куркин К. А. Экологический анализ реакции луговых трав на задернение // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 1—9.

Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М., 1971. 456 с.

Тоомре Р. И. Долголетние культурные пастбища. М., 1966. 400 с.

Чугунов Л. А. Луговодство. Л., 1940. 357 с.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 205—445.

Шенников А. П. Опыт количественной оценки степени задернения луговых почв // Матер. Вологодской опытной с.-х. станции. 1925. 122 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 510 с.

SUMMARY

Sod pedogenesis on meadows is concentrated in the sod produced by short grasses and some minor sedge species. Generally, turf root mass is mainly composed of humified dead root residues. Their ratio increases in dry, years, and decreases in years with abundant rainfall. The turf decreases stored soil moisture, on the average by 30—35 mm per year. In loamy soils, the turf substantially declines aeration in underlying horizons, even with moderate moistening; if with excessive moistening, it results in gleization of underlying horizons. In Baraba turf meadows, peat intensely aerated by root aerenchyma of turf-forming sedges.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4

© **М. С. Куликовский**

ВИДОВОЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ (*BACILLARIOPHYTA*) НЕКОТОРЫХ СФАГНОВЫХ БОЛОТ РУССКОЙ РАВНИНЫ. 4. *ACHNANTHACEAE*

M. S. KULIKOVSKIY. SPECIES COMPOSITION AND MORPHOLOGY OF THE PENNATE DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) FORM SOME SPHAGNOUS BOGS OF THE RUSSIAN PLAIN. 4. *ACHNANTHACEAE*

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Поступила 21.12.2007
Окончательный вариант получен 24.11.2008

В болотах Приволжской возвышенности (Пензенская обл.) и в Полистово-Ловатском сфагновом массиве (Рдейский государственный природный заповедник, Новгородская обл.) выявлено 20 видов сем. *Achnanthaceae* из родов *Achnanthes* s. l., *Achnanthidium*, *Cocconeis*, *Lemnicola*, *Nupela*, *Planothidium*, *Psammothidium*, *Rossithidium*. Приводятся краткие описания и оригинальные микрофотографии видов. Обсуждаются морфологические отличия родов, выделенных из *Achnanthes* s. l., а также целесообразность перевода одношовных гетеровальварных видов в навикулоидный род *Nupela*.

Ключевые слова: *Achnanthaceae*, видовой состав, морфология, сфагновые болота, Русская равнина.

Статья является четвертой в цикле работ, посвященных диатомовым водорослям малоизученных в альгологическом отношении сфагновых болот. Первые публикации посвящены видам рода *Eunotia* Ehr., фрагилариоидным и цимбеллоидным диатомовым (Куликовский, 2007а, б, 2008, 2009).

Сем. *Achnanthaceae* включает в себя большое число таксонов, играющих важную роль в формировании сообществ диатомовых в пресных водоемах (Round, Bukhtiyarova, 1996a). Не менее важна роль представителей семейства в сложении флоры диатомовых сфагновых болот, в которых они занимают лидирующие положение (Куликовский, 2007а), что отмечалось многими исследователями (Матвiенко, 1941; Матвиенко, 1950; Топачевский, 1947; Прошкина-Лавренко, 1954; Фролова, 1955; Шешукова-Порецкая, 1962; Горшкова, 1971; Штина и др., 1981; Егорова и др., 2003; Анисимова и др., 2005).

В результате таксономических ревизий семейства на родовом и видовом уровнях был восстановлен род *Achnanthidium* Kütz., уточнен статус видов, входящих в род *Achnanthes* Bory s. str., выделены новые роды *Psammothidium* Bukhtiyarova et Round, *Rossithidium* Round et Bukhtiyarova, *Planothidium* Round et Bukhtiyarova, *Karayevia* Round et Bukhtiyarova, *Pogoneis* Round et Basson, *Lemnicola* Round et Basson, *Pauliella* Round et Basson, *Astartiella* Witkowski, Lange-Bert., Metzeltin, *Vikingea* Witkowski, Lange-Bert., Metzeltin (Bukhtiyarova, Round, 1996; Round, Bukhtiyarova, 1996b; Lange-Bertalot, Compère, 1997; Round, Basson, 1997; Moser et al., 1998; Round, 1998; Witkowski et al., 2000; Bukhtiyarova, 2006; Бухтиярова, 2007).

Цель работы — изучение видового состава и морфологии представителей *Achnanthaceae* в некоторых сфагновых болотах Русской равнины с применением методов электронной микроскопии.

Материал и методика

Материалом послужили пробы, отобранные в 2002—2005 гг. из 10 сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская обл.): Безымянного (Бессоновский р-н), Наскафтымского (Шемышейский р-н), Иваныркого (Лунинский р-н), трех Верхозимских, Чибирлейского (Кузнецкий р-н), Пестровского, Ильминского (Никольский р-н), Качимского (Сосновоборский р-н) и из Полистово-Ловатского сфагнового массива на территории Рдейского государственного природного заповедника (Новгородская обл.).

Пробы изучали с применением трансмиссионной (Н-300) и сканирующей (JSM-25S) электронной микроскопии. Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

Результаты и обсуждение

В изученных сфагновых болотах выявлено 20 таксонов видового и внутривидового ранга (см. таблицу). Их краткие описания, комментарии, оригинальные микрофотографии створок приводятся ниже.

ACHNANTHES Bory s. str.

Род *Achnanthes* s. str. включает в себя небольшое число видов. Л. Н. Бухтиярова (2007) рассматривает в составе этого рода *Achnanthes brevipes* (var. *brevipes* и var. *intermedia* (Kütz.) Cl.), *A. grunowii* Toyoda et Williams, *A. javanica* Grun., *A. subconstricta* (Meister) Toyoda, *A. yaquinensis* McIntire et Reimer. Морфологические особенности *A. exigua* не укладываются в таксономическую концепцию рода *Achnanthes* s. str. (Бухтиярова, 2007; Toyoda et al., 2005), поэтому систематическое положение этого таксона требует уточнения.

Achnanthes exigua Grun. (табл. I, *1*). Длина створок 10.6—13.5 мкм, ширина 4.7—5 мкм, штрихов 22 в 10 мкм. Космополит, вид с широкой экологической валентностью.

ACHNANTHIDIUM Kütz.

Род *Achnanthidium* переописан F. E. Round, L. N. Bukhtiyarova (1996b) и включает виды с апикально-трансапикально симметричным панцирем, неравномерно расположенными на створке однорядными радиальными штрихами. С внутренней стороны створки центральные поры шва повернуты в разные стороны, дистальные концы в небольшой хеликтоглоссе (Бухтиярова, 2007).

Achnanthidium affine (Grun.) Czarnecki (табл. I, *2*). — *Achnanthes affinis* Grun., *A. minutissima* var. *affinis* (Grun.) Lange-Bert., *A. minutissima* var. *jackii* (Rabenh.) Lange-Bert. Створки 12.3—19.5 мкм дл., 3.8—4.1 мкм шир., 26—30 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид, наиболее часто встречается в олигосапробных водоемах.

Распространение видов сем. *Achnanthaceae* в изученных сфагновых болотах

Таксоны	Сфагновые болота									
	Иваныркое	Верхозимское 1	Верхозимское 2	Верхозимское 3	Пестровское	Ильминское	Чибирлейское	Качимское	Безымянное	Рдейское
Achnanthes exigua									+	
Achnanthidium affine										+
A. minutissimum		+	+		+			+	+	
Cocconeis cf. *neodiminuta*	+						+			
C. neothumensis										+
C. placentula var. *placentula*							+			+
C. placentula var. *euglypta*		+			+		+	+	+	+
C. placentula var. *lineata*		+	+		+		+		+	+
Lemnicola hungarica						+				
Nupela impexiformis										+
Planothidium delicatulum			+							
P. frequentissimum	+			+			+	+	+	
P. lanceolatum			+	+			+	+	+	
P. rostatum									+	
Psammothidium altaicum										+
P. bioretii		+					+			
P. helveticum									+	+
P. marginulatum									+	+
P. subatomoides		+					+			+
Rossithidium petersenii									+	+

A. minutissimum (Kütz.) Czarnecki (табл. I, *3*). — *Achnanthes minutissima* Kütz. Створки 9.6—17.6 мкм дл., 2.4—3.4 мкм шир., 27—33 штрихов в 10 мкм. Космополит, с широкой экологической валентностью.

COCCONEIS Ehr.

Cocconeis cf. *neodiminuta* Krammer (табл. I, *4*). Створки 11.8—14.5 мкм дл., 7.4—8.2 мкм шир., 12—13 штрихов в 10 мкм. Известен из водоемов Европы.

C. neothumensis Krammer (табл. I, *5*). Створка 10.3 мкм дл., 6.5 мкм шир., 22 штрихов в 10 мкм. Космополит.

C. placentula Ehr. var. *placentula* (табл. I, *6*). Створки 12.1—23.6 мкм дл., 8.2—14.3 мкм шир., 18—25 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный таксон, пресноводно-солоноватоводный, олигогалоб, индифферент.

C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Grun. (табл. I, *7*). Створки 13.2—36.7 мкм дл., 6.2—23.3 мкм шир., 14—27 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вариетет, пресноводно-солоноватоводный, олигогалоб, индифферент.

C. placentula var. *lineata* (Ehr.) V. H. (табл. I, *8*). Створки 11.5—35.6 мкм дл., 7.7—22.1 мкм шир., 14—26 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вариетет, пресноводно-солоноватоводный, олигогалоб, индифферент.

LEMNICOLA Round et Basson

Род *Lemnicola* описан F. E. Round и P. W. Basson (1997) и отличается от других родов формой ставроса, штрихами, состоящими из двух рядов ареол, отсутствием ареол на загибе створки, расположением и формой дистальных концов шва на наружной поверхности створки.

Lemnicola hungarica (Grun.) Round et Basson (табл. I, *9*). — *Achnanthes hungarica* (Grun.) Grun., *A. andicola* (Cl.) Hust., *A. pseudohungarica* Cholnoky-Pfannkuche. Створка 32.9 мкм дл., 7.1 мкм шир., 22 штрихов в 10 мкм. Космополит, пресноводно-солоноватоводный вид.

NUPELA Vyverman et Compère

Род *Nupela* Vyverman et Compère описан из Папуа Новой Гвинеи (Vyverman, Compère, 1991). Типовой вид *Nupela giluwensis* Vyverman et Compère относится к навикулоидным диатомовым с типичным для них строением шва на обеих створках, наличием хеликтоглоссы. С внутренней стороны ареолы перфорированы гименом. Именно наличие гимена M. G. Potapova с соавт. (2003) рассматривает как главный отличительный признак этого рода. Точное таксономическое положение этого рода не установлено, по-видимому, его следует рассматривать в подпорядке *Neidineae* Mann, так как этот род имеет большое сходство с представителями семейств *Brachysiraceae* и *Diadesmidaceae* (Vyverman, Compère, 1991; Potapova et al., 2003).

К настоящему времени род *Nupela* включает в себя около 40 видов, вновь описанных и переведенных в него из родов *Anomoeoneis* Pfitzer, *Navicula* Bory s. l., *Stauroneis* Ehr., *Rhoicosphenia* Grun., *Achnanthes* Bory s. l. (Kusber, Jahn, 2002; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Monnier et al., 2003; Potapova et al., 2003). Из последнего рода в *Nupela* были переведены 7 видов (Kusber, Jahn, 2002; Lange-Bertalot, Genkal, 1999), в том числе и *Achnanthes impexiformis*. Однако перевод представителей *Achnanthes* s. l. в навикулоидный род требует более детального изучения, так как не был учтен такой важный систематический признак, как гетеровальварный одношовный панцирь, что противоречит типовому описанию рода *Nupela* (Vyverman, Compère, 1991). Возможно, правомернее создание нового рода, который будет включать виды с гетеровальварным одношовным панцирем и строением порового аппарата панциря, типичным для *Nupela* sensu W. Vyverman, P. Compère (1991).

Nupela impexiformis (Lange-Bert.) Lange-Bert. (табл. I, *10, 11*). — *Achnanthes impexiformis* Lange-Bert. Створки 12.4—13.6 мкм дл., 4—4.4 мкм шир., 44—46 штрихов в 10 мкм. В северо-альпийских водоемах, в олиготрофных, бедных электролитами водоемах.

PLANOTHIDIUM Round et Bukhtiyarova

Род *Planothidium* описан F. E. Round и L. N. Bukhtiyarova (1996b) и отличается от других таксонов эллиптическими или эллиптически-ланцетными по форме створками, радиальными штрихами, подковообразным углублением на бесшовной створке.

Planothidium delicatulum (Kütz.) Round et Bukhtiyarova (табл. I, *12*). — *Achnanthidium delicatulum* Kütz., *Achnanthes delicatula* (Kütz.) Grun. Створка 11.5 мкм дл., 7.1 мкм шир., 22 штриха в 10 мкм. Космополит, в солоноватых водоемах, богатых электролитами.

P. frequentissimum (Lange-Bert.) Round et Bukhtiyarova (табл. I, *13*). — *Achnanthes lanceolata* var. *dubia* f. *minuta* Grun., *A. lanceolata* var. *frequentissima* Lange-Bert. Створки 8.6—20.5 мкм дл., 3.9—6.8 мкм шир., 10—16 штрихов в 10 мкм. Космополит, в водоемах со средним содержанием электролитов.

P. lanceolatum (Bréb.) Round et Bukhtiyarova (табл. II, *1, 2*). — *Achnanthidium lanceolata* (Bréb.) Grun., *A. lanceolatum* (Bréb.) Czarn. Створки 16.4—30 мкм дл., 5.9—8.6 мкм шир., 11—14 штрихов в 10 мкм. Космополит, в водоемах со средним содержанием электролитов.

P. rostatum (Oestr.) Round et Bukhtiyarova (табл. II, *3, 4*). — *Achnanthes rostrata* Oestr., *A. lanceolata* ssp. *rostrata* (Oestr.) Lange-Bert. Створки 10.6—15.5 мкм дл., 4.7—7.3 мкм шир., штрихов 10—15 в 10 мкм. Космополит, в водоемах со средним содержанием электролитов.

PSAMMOTHIDIUM Bukhtiyarova et Round

Род *Psammothidium* описан L. N. Bukhtiyarova и F. E. Round (1996), отличается от других ахнантоидных диатомовых овально-эллиптической формой створки, выпуклой шовной створкой, штрихами, достигающими стернума, и шовной щелью, лежащей в желобе.

Psammothidium altaicum Bukhtiyarova (табл. II, *5*). — *Amphora altaica* Poretzky, *Achnanthes altaica* (Poretzky) Cl., *A. altaica* var. *minor* Flower et Jones. Створки 10.9 мкм дл., 4.1 мкм шир., 32 штрихов в 10 мкм. Распространен в северном полушарии, в бедных электролитами, циркумнейтральных, олиготрофных водоемах.

P. bioretii (Germain) Bukhtiyarova et Round (табл. II, *6*). — *Achnanthes bioretii* Germain. Створки 14.5—17.7 мкм дл., 7.7—8.2 мкм шир., 26—28 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный таксон как в бедных электролитами, циркумнейтральных, так и в щелочных водоемах.

P. helveticum (Hust.) Bukhtiyarova et Round (табл. I, *7—9*). — *Achnanthes austriaca* var. *helvetica* Hust., *A. kenyae* Cholnoky, *A. helvetica* (Hust.) Lange-Bert., *A. helvetica* f. *minor* Flower et Jones, *A. helvetica* f. *alpina* Flower et Jones. Створки 10.9—16.4 мкм дл., 4.1—6.3 мкм шир., 23—28 штрихов в 10 мкм. Космополит, в олиготрофных, бедных электролитами водоемах.

P. marginulatum (Grun.) Bukhtiyarova et Round (табл. II, *10*). — *Achnanthes marginulata* Grun., *A. marginulata* f. *major* Flower et Jones. Створки 11.4 мкм дл., 5 мкм шир., 30 штрихов в 10 мкм. В северных регионах, в олиготрофных, бедных электролитами водоемах.

P. subatomoides (Hust.) Bukhtiyarova et Round (табл. II, *11, 12*). — *Navicula subatomoides* Hust., *Achnanthes occulta* Kalbe, *A. subatomoides* (Hust.) Lange-Bert., *A. detha* Hohn et Hellermann. Створки 7—10.7 мкм дл., 4.3—5.6 мкм шир., 28—36 штрихов в 10 мкм. Космополит, в олиготрофных, бедных электролитами, циркумнейтральных водоемах.

ROSSITHIDIUM Round et Bukhtiyarova

Род *Rossithidium* описан F. E. Round и L. N. Bukhtiyarova (1996) и морфологически близок к *Achnanthidium*. От последнего рода отличается равномерным расположением штрихов и линейными створками (Бухтиярова, 2007).

Rossithidium petersenii (Hust.) Round et Bukhtiyarova (табл. II, *13*). — *Achnanthes petersenii* Hust. Створки 12.3—19.5 мкм дл., 3.8—4.1 мкм шир., 26—30 штрихов в 10 мкм. Широко распространен в северных регионах, в олиготрофных водоемах.

Заключение

Из 20 видов, выявленных в изученных сфагновых болотах, наибольшее количество таксонов (по 5) зафиксировано в родах *Psammothidium* и *Cocconeis*. В первый род входят редкие таксоны, характерные для олиготрофных водоемов северных и горных районов. Разнообразие эпифитных видов *Cocconeis* связано, по-видимому, с возможностью их существования на сфагновых мхах. Представители этого рода неоднократно отмечались в сфагновых болотах России и сопредельных государств (Матвiенко, 1941; Матвиенко, 1950; Топачевский, 1947; Прошкина-Лавренко, 1954; Фролова, 1955; Шешукова-Порецкая, 1962; Горшкова, 1971; Егорова и др., 2003; Анисимова и др., 2005). В роде *Planothidium* выявлено 4 вида, в *Achnanthidium* — 2, в *Achnanthes* s. l., *Lemnicola*, *Nupela*, *Rossithidium* — по одному.

Ранее в сфагновых болотах России и сопредельных государств отмечались *Achnanthes exigua*, *Achnanthidium minutissimum*, *Eucocconeis flexella* var. *alpestris* Brun., *Lemnicola hungarica*, *Planothidium hauckianum* (Grun.) Round et Bukhtiyarova (= *Achnanthes hauckiana* Grun.), *P. lanceolatum* var. *lanceolatum*, *P. lanceolatum* var. *elliptica* (Cl.) Bukhtiyarova (= *Achnanthes lanceolata* var. *pusilla* Grun.), *Rossithidium pusillum* (Grun.) Round et Bukhtiyarova (= *Achnanthes linearis* var. *pusilla* Grun.) (Матвiенко, 1941; Матвиенко, 1950; Топачевский, 1947; Прошкина-Лавренко, 1954; Фролова, 1955; Шешукова-Порецкая, 1962; Штина и др., 1981; Анисимова и др., 2005).

Из 11 изученных сфагновых болот представители сем. *Achnanthaceae* встречены нами в 10 (см. таблицу). Наибольшее количество видов отмечено в болотах Рдейское — 11, Безымянное — 10, Чибирлейское — 8. В других экосистемах выявлено меньше таксонов: в Верхозимском 1 — 5, Верхозимском 2 и Качимском — по 4, Пестровском — 3, Иванырском и Верхозимском 3 — по 2, Ильминском — 1. Ранее нами показано, что видовое разнообразие диатомовых болот зависит от количества разнотипных биотопов, наличие которых связано с площадью и возрастом болота (Генкал, Куликовский, 2006).

Наиболее распространены *Cocconeis placentula* var. *euglypta* et var. *lineata* — в 6 болотах, *Achnanthidium minutissimum*, *Planothidium frequentissimum, P. lanceolatum* — в 5, *Psammothidium subatomoides* — в 3. В 2 болотах встречены *Cocconeis* cf. *neodiminuta, C. placentula* var. *placentula*, *Psammothidium bioretii, P. helveticum, P. marginulatum, Rossithidium petersenii*. Остальные виды отмечены в одном болоте (см. таблицу).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В., Танченко Е. М., Романова О. Л. Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) // Тр. Звенигородской биологической станции. 2005. Т. 4. С. 142—153.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—90.

Бухтиярова Л. Н. К ревизии рода *Achnanthes* Bory s. lato (*Bacillariophyta*). Роды *Achnanthes* Bory s. str. и *Achnanthidium* Kützing s. str. // Альгология. 2007. Т. 17. № 1. С. 112—122.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1485—1499.

Горшкова С. С. Некоторые данные о водорослях двух переходных болот Белгородской области // Вестн. ЛГУ. 1971. № 21. Вып. 4. С. 48—56.

Егорова К. С., Посвятенко А. В., Синюшин А. А., Харлампиева Д. Д. Водоросли ила Шараповского болота // Флора и фауна Западного Подмосковья. Вып. 2. М., 2003. С. 5—13.

Куликовский М. С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007а. 24 с.

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 1. Род *Eunotia* // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 12. С. 17—25.

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 2. Семейство *Fragilariaceae* // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 245—254.

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 3. Семейство *Cymbellaceae* // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 1. С. 36—41.

Матвіенко А. М. Водорості боліт Харьківскоі області // Учен. зап. Харьк. унів. 1941. № 22. С. 19—39.

Матвиенко А. М. Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова // Тр. НИИ биол. Харьк. ун-та. 1950. Т. 13. С. 159—195.

Прошкина-Лавренко А. И. Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец // Тр. Бот. ин-та. Сер. 2. Вып. 9. М.; Л., 1954. С. 105—190.

Топачевский О. В. Діатомові сфагнових боліт степовоі частини УРСР // Ботан. журн. АН УРСР. 1947. Т. 4. № 1—2. С. 128—134.

Фролова І. О. Альгофлора сфагново-осокового болота в околицях м. Киэва // Праци Ботан. саду Київ. держ. ун-та. 1955. Т. 24. С. 155—185.

Шешукова-Порецкая В. С. Диатомовая флора некоторых торфяников побережья Балтики (Эстонская ССР и Калининградская область) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1962. Вып. 49. № 313. С. 137—169.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.

Bukhtiyarova L. N. Additional data on the diatom genus *Karayevia* and a proposal to reject the genus *Kolbesia* // Nova Hedwigia. Beih. 2006. Vol. 130. P. 85—96.

Bukhtiyarova L. N., Round F. E. Revision of the genus *Achnanthes* sensu lato. *Psammothidium*, a new genus based on *A. marginulatum* // Diatom Research. 1996. Vol. 11. N 1. P. 1—30.

Kusber W.-H., Jahn R. Annotated list of diatom names by Horst Lange-Bertalot an coworkers. 2002. Version 2.0. [http://www.algaterra.org/Names_Version2_0.pdf].

Lange-Bertalot H., Compère P. Proposal to conserve the name *Achnanthes* (*Bacillariophyceae*) with a conserved type // Taxon. 1997. N 46. P. 329—330.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatomeen aus Siberian, I: Inseln im Arctischen Ozean (Yugorsky-Shar Strait). Iconographia Diatomologica. Konigstein, 1999. Vol. 6. 275 S.

Lange-Bertalot H., Moser G. Brachysira. Monographie der Gattung. Wichtige Indikator-Species für das Gewässer-Monitoring und *Naviculadicta* nov. gen. Ein Lösungsvorschlag zu dem Problem *Navicula* sensu lato ohne *Navicula* sensu stricto. Bibliotheca Diatomologica. 1994. Vol. 29. 212 S.

Monnier O., Lange-Bertalot H., Bertrand J. Nupela exotica sp. nov., a diatom from a tropical freshwater aquarium. With comments on the genus biogeography // Diatom Research. 2003. Vol. 18. N 2. P. 273—291.

Moser G., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Insel der Endemiten. Geobotanishes Phanomen Neukaledonien // Bibl. Diatom. 1998. Vol. 38. 464 S.

Potapova M. G., Ponader K. C., Lowe R. L. et al. Small-celled *Nupela* species from North America // Diatom Research. 2003. Vol. 18. N 2. P. 293—306.

Round F .E. Validation of some previously published «achnanthoid» genera // Diatom Research. 1998. Vol. 13. N 1. P. 181.

Round F. E., Basson W. A new monoraphid diatom genus (*Pogoneis*) from Bahrain and transfer of previously described species *A. hungarica* and *A. taeniata* to new genera // Diatom Research. 1997. Vol. 12. N 1. P. 71—81.

Round F. E., Bukhtiyarova L. N. Epipsammic diatoms — communities of British rivers // Diatom Research. 1996a. Vol. 11. N 2. P. 363—372.

Round F. E., Bukhtiyarova L. N. Four new genera based on *Achnantes* (*Achnanthidium*) together with a re-definition of *Achnanthidium* // Diatom Research. 1996b. Vol. 11. N 2. P. 345—361.

Toyoda K., Cox E. J., Sims P. A., Williams D. M. The typification of *Achnanthes* Bory based on *Echinella stipitata* Lyngbye, with an account of the morphology and fine structure of Lyngbye's species // Diatom Research. 2005. Vol. 20. N 2. P. 375—386.

Vyverman W., Compère P. Nupela giluwensis gen. et spec. nov. A new genus of naviculoid diatoms // Diatom Research. 1991. Vol. 6. N 1. P. 175—179.

Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine Coasts. I. Iconographia Diatomologica. Königstein, 2000. Vol. 7. 925 S.

SUMMARY

The study of bogs (Privolzhskaya Hills, Penza Region) and Polistovo-Lovatsky sphagnous tract within Rdeisk State Nature Reserve has revealed 20 *Achnanthaceae* species from the genera *Achnanthes* s. l., *Achnanthidium*, *Cocconeis*, *Lemnicola*, *Nupela*, *Planothidium*, *Psammothidium*, *Rossithidium*. Brief species descriptions and original microphotographs are given. Morphological distinction of genera recently separated from *Achnanthes* s. l. are discussed, as well as the advisability of transferring monoraphid heterovalvar species into a naviculoid genus *Nupela*.

УДК 581 : 582.271(571.1) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© Р. Е. Романов,[1] Л. М. Киприянова[2]

ВИДОВОЙ СОСТАВ *CHAROPHYTA* ВОДОЕМОВ ЛЕСОСТЕПИ И СТЕПИ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

R. E. ROMANOV, L. M. KIPRIYANOVA. SPECIES DIVERSITY OF *CHAROPHYTA* IN WATERBODIES OF WEST-SIBERIAN PLAIN FOREST-STEPPE AND STEPPE

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 3301986
E-mail: romanov_r_e@mail.ru
[2] Институт водных и экологических проблем СО РАН
Новосибирский филиал
Новосибирск, пр. Морской, 2
Факс (383) 3302005
E-mail: kipriyanov@ad-sbras.nsc.ru
Поступила 18.07.2008
Окончательный вариант получен 20.11.2008

Охарактеризован видовой состав харовых водорослей водоемов и водотоков юга Западно-Сибирской равнины на основе литературных и оригинальных данных. В целом на этой территории выявлено 24 вида харовых, в том числе в лесостепи — 18, в степи — 16, в долинах крупных рек — 11 видов. 2 вида — *Chara aculeolata* и *C. arcuatofolia* — впервые обнаружены на Западно-Сибирской равнине. Показано существенное сходство видового состава харовых водоемов лесостепи, степи и долин крупных рек, низкая оригинальность состава *Charophyta* речных долин.

Ключевые слова: *Charophyta*, видовой состав, Западно-Сибирская равнина, лесостепь, степь.

Западно-Сибирская равнина — одна из самых крупных низменных равнин земного шара, представляющая собой обширный регион, где изолинии количества тепла и годовых сумм осадков и, следовательно, географические зоны расположены строго широтно (Западная.., 1963). Зональность факторов окружающей среды определяет пространственное распределение организмов, в частности харовых водорослей, которые иногда играют значительную роль в формировании растительного покрова континентальных водоемов. До настоящего времени пространственное распределение *Charophyta* в водоемах и водотоках юга Западно-Сибирской равнины детально не изучалось.

Таксономическое разнообразие, ценотическую роль харовых Северного Казахстана подробно охарактеризовал Б. Ф. Свириденко (2000). Эта территория частично включает в себя юго-западную окраину Западно-Сибирской равнины. Многолетние литературные данные (1841—2000 гг.) о составе и распределении *Charophyta* Западной Сибири обобщила Т. А. Сафонова (2003). Она указала 30 видов из 2 семейств и 4 родов, в том числе в лесостепи и степи — 22 вида.

В отличие от юго-западной окраины Западно-Сибирской равнины (северный Казахстан; Свириденко, 2000), соседних регионов (Алтай, Кузнецкий Алатау; Ильин, 1984; Волобаев, 1991) данные о харовых большей части юга этой территории (Алтайский край, Новосибирская, Тюменская, Курганская области) являются фрагментарными. Недавно опубликованы первые сведения о *Charophyta* Омской обл. (12 популяций, 7 видов в 6 местообитаниях; Свириденко, Свириденко, 2005). Лишь для водоемов Чановской озерной системы (Попова, 1980; Сафонова, Ермолаев, 1983; Киприянова, 2005; Свириденко, Юрлов, 2006) получена относительно полная информация о составе харофитов и их ценотической роли. В частности, из оз. Большие Чаны известно 6 видов, из оз. Малые Чаны — 5 видов.

Цель данной работы — характеристика видового состава харовых водорослей водоемов и водотоков лесостепи и степи Западно-Сибирской равнины на основе конспекта, обобщающего оригинальные и литературные данные.

Несмотря на слабую изученность харовых других географических зон этой территории (Сафонова, 2003), можно предположить, что по сравнению с ними именно в лесостепи и степи роль харовых водорослей в формировании растительного покрова наибольшая. По-видимому, многие виды *Charophyta* как эксплеренты получают существенное преимущество на периодически пересыхающих участках акваторий водоемов юга Западно-Сибирской равнины (Свириденко, Свириденко, 1990), которые формируются вследствие значительных цикличных сезонных и многолетних изменений их уровня воды (Шнитников, 1963; Максимов и др., 1986; Савкин и др., 2005).

Территория исследований включает Ишимскую и Кулундинскую равнины, Барабинскую низменность и долину Верхней Оби. Абсолютные высоты Ишимской равнины — 100—200 м, Кулундинской — от 100 до 250, Барабинской низменности — от 90 до 200 м. Основу рельефа Кулундинской равнины составляют древние ложбины стока шириной 10—30 км. Долины современных рек и их увалообразные междуречья ориентированы с северо-востока на юго-запад. Основой рельефа Барабинской низменности и Ишимской равнины являются молодые аллювиальные и озерно-аллювиальные равнины с гривным рельефом. Длина грив обычно равна 2—6 км, ширина — 400—800 м, высота различна и лишь изредка достигает 15—20 м.

Климат меняется от умеренно прохладного, недостаточно увлажненного на севере лесостепи (с абсолютным минимумом температуры –52—53 °С, безморозным периодом 100—110 дней, суммой температур воздуха выше 10 °С — 1750—1800, годовым количеством осадков 350—400 мм) до теплого, засушливого на юге (с абсолютным минимумом температуры –47 °С, с безморозным периодом 120 дней, суммой температур воздуха выше 10 °С — 2050—2200, годовым количеством осадков 225—250 мм) (Комлев и др., 1978).

Лесостепная зона, примыкающая к подзоне лиственных лесов лесной зоны, характеризуется присутствием и лесных, и степных растительных сообществ, а также болот (рямов), солончаков и лугов. Древесная растительность лесостепной зоны представлена березовыми и осиново-березовыми лесами, которые встречаются островками или в виде колков, приуроченных обычно к блюдцеобразным понижениям, основной же фон образует луговая и разнотравно-злаковая степь. Характерной чертой лесостепи Западной Сибири является гривно-лощинный рельеф и обилие соленых бессточных озер.

Степная зона охватывает южную часть Омской и юго-западную часть Новосибирской областей, а также западную часть Алтайского края и часть Казахстана. В пределах зоны по древним ложбинам стока ледниковых вод произрастают ленточные сосновые боры. Как и в лесостепи, разнотипные по химическому составу вод озера являются типичным элементом ландшафта степи.

Материал и методика

Материал отбирали на территории Алтайского края и Новосибирской обл. в 1999—2006 гг. Харовые водоросли собраны в водных объектах разного типа (озера, водотоки, временные водоемы) с различным химическим составом воды. Бóльшая часть местонахождений *Charophyta* региона приурочена к озерам. Озерный фонд южной части Западно-Сибирской равнины представлен 12 475 водоемами, большинство из которых невелики по площади — от 0.15 до 60 км^2 (Савченко, 1997). Озерные системы региона распределены крайне неравномерно — озерность составляет от менее 1 до более 10 %. Своеобразие западносибирских озер заключается, прежде всего, в том, что, располагаясь в глубине континента, они залегают на почти идеальной равнине, как правило, невелики по размеру, мелководны, имеют различную степень минерализации (от пресных озер до горько-соленых), различное происхождение (реликтовое, водно-эрозионное и водно-аккумулятивное, суффозионно-просадочное, постледниковое).

Для идентификации водорослей использовали выпуск 14 «Определителя пресноводных водорослей СССР» (Голлербах, Красавина, 1983). Оригинальные данные о распределении видов харовых водорослей получены в результате обработки 97 сборов (более 200 гербарных листов и фиксированных проб). Конспект видов *Charophyta* лесостепи и степи юга Западно-Сибирской равнины составлен по литературным (Голлербах, 1950; Свириденко, 2000, и др.) и оригинальным данным, частично опубликованным (Зарубина, Романов, 2002; Киприянова, 2005; Kipriyanova et al., 2007; Киприянова, Романов, 2007). При этом использовали карты растительности, геоботанического и природного районирования (Природное.., 1960; Алтайский.., 1978; Растительность.., 1976; Атлас.., 1997; Атлас.., 2002). Местонахождения харовых водорослей в долинах крупных рек (Катунь, Обь, Ишим, Иртыш) рассматривали отдельно. Для сравнения видового состава харовых водорослей лесостепи, степи и долин крупных рек использовали «меры включения» (Андреев, 1980).

Условные сокращения: ЛС — лесостепь, СТ — степь, ДР — долины крупных рек, СК — Северный Казахстан, КО — Курганская обл., ТО — Тюменская обл., ОО — Омская обл., НО — Новосибирская обл., АК — Алтайский край; коллекторы: Киприянова Л. М. — Л. К., Романов Р. Е. — Р. Р.

Результаты и обсуждение

Приводим конспект видов харовых водорослей лесостепи и степи Западно-Сибирской равнины.

Сем. *Nitellaceae* Bessey.

1. *Nitella confervacea* A. Br.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Загонное, безымянное озеро в 10 км восточнее г. Петропавловска (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000; Langangen, Sviridenko, 1995).

2. *N. gracilis* (Smith) Ag. (*N. gracilis* f. *conglobata* A. Br.).

ЛС: НО, окр. г. Новосибирска («sphagnetum, 25 verst ad urbe», как *N. gracilis* f. *conglobata*, Вильгельм, 1930 : 584); АК, Тальменский р-н, окр. с. Озерки, оз. Рогульное[1] (Вильгельм, 1930; Голлербах, 1950).

3. *N. hyalina* (DC.) Ag.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990, 1997; Свириденко, 2000; Sviridenko, Sviridenko, 2003).

4. *N. mucronata* (A. Br.) Miquel.

ЛС: ОО, Крутинский р-н, верховье р. Яман, временный водоем (Свириденко, Свириденко, 2005); АК, Калманский р-н, р. Барнаулка, окр. с. Черемное, 30.08.2000, Р. Р.

ДР: ЛС — АК, окр. г. Барнаула, левобережная пойма р. Оби, пруд, 21.08.1999, Р. Р., Д. В. Клещева; Усть-Пристанский р-н, окр. с. Клепиково, р. Камышинка, выше оз. Шибаево, 09.09.2000, Р. Р.; Советский р-н, р. Шульгинка, с. Шульгинка, 03.08.2000, Р. Р.

5. *Tolypella prolifera* (A. Br.) Leonh.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Рыбное (Свириденко, Свириденко, 1995), оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000).

СТ: СК, Павлодарская обл., водохранилище № 1 канала Иртыш—Караганда (Свириденко, Свириденко, 1995); НО, Карасукский р-н, р. Карасук, ниже с. Сорочиха, 25.07.2006, Р. Р., Л. К.; АК, Волчихинский р-н, окр. с. Усть-Волчиха, малый водоем, 25.07.2000, Р. Р.; Угловский р-н, окр. с. Ляпуново, оз. Ляпуниха, восточный берег, 20.07.2000, Р. Р., А. А. Малиновских.

ДР: ЛС — СК, Северо-Казахстанская обл., р. Ишим (Свириденко, 2000), пойменное безымянное озеро в окр. пос. Карлуга (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); окр. г. Петропавловска, временные водоемы в левобережной пойме р. Ишим (Свириденко, Свириденко, 1990); АК, окр. г. Барнаула, левобережная пойма р. Оби, пруды и лужи, 27.05.2000, 10.06.2000, 14.06.2003, Р. Р.

Сем. *Nitellopsidaceae* Krassav.

6. *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois) Gr.

СТ: НО, Карасукский р-н, оз. Студеное, 08.08.2003, Л. К.; АК, озера Кулундинское и Кучук, устья их притоков — рек Кулунда и Суетка (новый род для Западной Сибири, без указания вида и точного местонахождения: Верещагина, 1988).

---

[1] В ряде случаев (местонахождения *N. gracilis*, *Chara contraria*) названия географических объектов приведены по уточненным данным (Голлербах, 1950). Для первого вида уточнение места сбора П. Н. Крылова («Guv. Tomsk, lacus Rgulinoje prope pag. Ozerki» — Вильгельм, 1930 : 584; «Томская губерния, в Рогульном оз. около дер. Озерок» — Голлербах, 1950 : 30) оказалось возможным при использовании «Флоры Западной Сибири» (1935).

Сем. *Characeae* Ag. emend. Hollerb.

7. *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) Gr.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., озера Соленые в 4—6 км от с. Пресновка (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000; Sviridenko, Sviridenko, 2003).

СТ: АК, озера Кулундинское и Кучук, устья их притоков — рек Кулунда и Суетка (новый род для Западной Сибири, без указания вида и точного местонахождения: Верещагина, 1988).

8. *Chara aculeolata* Kütz.

СТ: АК, Бурлинский р-н, оз. Кривое Бурлинской системы озер, 20.06.2002, Л. К.; Благовещенский р-н, р. Кулунда, 06.1997, И. Тарахов.

9. *C. altaica* A. Br. emend. Hollerb. (*C. sibirica* Mig.).

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., лагуны по западному берегу оз. Малый Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000); НО, оз. Чаны (как *C. sibirica*, Migula, 1904), Ярковский плес оз. Большие Чаны у деревень Средние Ярки и Квашнино (как *C. sibirica*, Голлербах, 1945; Попова, 1980), оз. Б. Чаны, оз. Малые Чаны (Свириденко, Юрлов, 2006), оз. Б. Чаны, Ярковский плес в окр. с. Старояркого, 05.08.2001, Л. К.; Барабинский р-н, оз. Сартлан, в том числе Кармаклинский залив, полои озера (как *C. sibirica*, Якубова, 1953), залив севернее Кармаклинского мыса, 18.07.2002, Л. К.; Здвинский р-н, оз. Саргуль, северо-восточная часть, 10.07.2002, Л. К.; Здвинский р-н, окр. с. Михайловка, оз. Урюм, северная часть, 11.07.2002, Л. К.

СТ: АК, озера Большое Топольное, Хорошонок Бурлинской озерной системы (как *C. sibirica*?, Зверева, 1930); Волчихинский р-н, оз. Бычье, 2000, Д. А. Дурникин; Волчихинский р-н, оз. Золотое, 25.07.2000, Р. Р.; там же, 06.10.2000, Д. А. Дурникин; Угловский р-н, окр. с. Ляпуново, юго-восточная оконечность оз. Ляпуниха, 20.07.2000; там же, безымянное озеро, на высохшем дне, Р. Р., А. А. Малиновских.

ДР: ЛС — СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Лебяжье (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000).

Растения *C. altaica* из оз. Сартлан формировали гаметангии следующих размеров: оогонии без коронки — 576—794 × 371—589 мкм (среднее арифметическое М = 701 ± 73 × 477 ± 65 мкм, объем выборки n = 17), коронка — 70—102 × 154—218 мкм (М = 85 ± 10 × 179 ± 27, n = 7), ооспоры — 525—614 × × 320—454 мкм (М = 587 ± 32 × 367 ± 50, n = 8), антеридии 269—371 мкм диаметром (М = 311 ± 33 мкм, n = 33). Верхние части растений некоторых участков этого озера были очень близки по признакам вегетативных органов к *Chara polyacantha* A. Br., что было причиной их ошибочного определения (Киприянова, Романов, 2007). Сочетание разных по возрасту участков в пределах одного и того же таллома позволяет предположить, что их существенные различия по морфологии могут быть обусловлены сезонными изменениями условий окружающей среды (в частности, связанными со снижением уровня воды).

10. *C. arcuatofolia* Vilh.

ЛС: НО, Здвинский р-н, р. Чулым, выше с. Нижний Чулым, 21.07.2005, Л. К.; Здвинский р-н, р. Каргат, выше с. Хапово, 20.07.2005, Л. К.

СТ: АК, Локтевский р-н, оз. Новенькое, 10.08.1998. И. Тарахов.

Растения из двух местообитаний в Новосибирской обл., идентифицированные как *C. arcuatofolia*, обладали только объединенными гаметангиями при ярко выраженной протандрии, у оогониев нижних мутовок листьев отсутствовал непарный нижний листочек, на этом месте нередко можно было увидеть одноклеточную ножку антеридия или также один из его щитков. Формирование зачатков гаметангиев происходило одновременно на самых молодых листьях: возле зачатка антеридия, «тело» которого состояло только из двух клеток, неизменно присутствовал зачаток оогония. Собранные растения были почти не инкрустированы карбонатом кальция, обладали дуговидно изогнутыми листьями, конечная клетка которых была оттянута. Максимальная длина листьев (до 12 мм) превышала указанную в диагнозе величину (8 мм; Голлербах, Красавина, 1983). На отдельных участках стебля первичные коровые трубки были шире вторичных. Имеющиеся данные позволяют предположить, что этот вид способен формировать популяции, по крайней мере, на части особей которых образуются только объединенные гаметангии. Если принять точку зрения Р. Вуда и К. Имахори (Wood, Imahori, 1965) о том, что *C. connivens* Salzm. ex A. Br. редко может быть однодомной (1965), наши образцы, возможно, логичнее рассматривать в качестве представителей этого вида. Растения из оз. Новенькое, напротив, были очень сильно инкрустированы карбонатом кальция и в сухом состоянии легко разрушались при механическом воздействии.

11. *C. aspera* Deth. ex. Willd.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990, 1997; Свириденко, 2000; Sviridenko, Sviridenko, 2003); оз. Большое Пеньково (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000); НО, Чулымский р-н, оз. Иткуль, 19.07.2002, Л. К.; оз. Б. Чаны, Чиняихинский плес: между островами Чиняихой и Шипягиным («по-видимому, *C. aspera*»: опр. М. М. Голлербах; Попова, 1980 : 25); оз. М. Чаны: в курьях Голинской и Жилой, близ устья р. Чулым и у д. Городище (опр. М. М. Голлербах; Попова, 1980); Чиняихинский плес оз. Б. Чаны, оз. М. Чаны (Сафонова, Ермолаев, 1983); Барабинский р-н, оз. Сартлан, окр. с. Таскаево, 13.07.2002, Л. К.; там же, залив севернее Кармаклинского мыса, 17.07.2002, Л. К.; Здвинский р-н, оз. Урюм (Сафонова, Ермолаев, 1983); Доволенский р-н, окр. с. Индерь, оз. Индерь, северная часть, 08.07.2002, Л. К.; АК, Алейский р-н, оз. Боровское, 29.07.1997, М. В. Соловьева; Алейский р-н, оз. Бахматовское, 24.07.1996, Е. Ю. Зарубина, С. Щигрева.

СТ: НО, Баганский р-н, оз. Пичужкино Баганской системы озер (Свириденко, Юрлов, 2006); Карасукский р-н, оз. Кривое, плес Благодатное, северная оконечность, окр. с. Благодатное, 28.07.2006, Л. К., Р. Р.; АК, Бурлинский р-н, оз. Песчаное, южная сторона, 02.07.2000, Д. А. Дурникин, А. А. Бобровникова; Волчихинский р-н, оз. Золотое, 25.07.2000, Р. Р.; Егорьевский р-н, окр. пос. Новосоветский, р. Кормиха, пруд, 18.07.2000, Д. А. Дурникин, А. А. Бобровникова.

Подавляющее большинство собранных авторами растений обладали слабо развитыми коровыми шипами, которые были преимущественно бородавчатые, яйцевидно-округлые или немного вытянутые, тупоконусовидные или конусовидные, очень редко в форме сплющенных клеток; лишь на отдельных участках как исключение наблюдали относительно развитые конусовидно-цилиндрические шипы длиной не более диаметра стебля. При отсутствии зрелых ооспор различение *C. aspera* и *C. fischeri* Mig. становилось возможным благодаря наличию шаровидных клубеньков на участках таллома, погруженных в грунт, что характерно для первого вида (Голлербах, Красавина, 1983).

На растениях из пруда на р. Кормиха единично встречен оогоний с длиннноконусовидными, далеко расходящимися клетками коронки (длина клеток коронки по наибольшей оси до 192 мкм, коронка в целом — 136 × 328 мкм).

12. *C. baueri* A. Br.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., временный водоем в 10 км восточнее г. Петропавловска (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000; Langangen, Sviridenko, 1995).

13. *C. braunii* Gmelin.

ДР: СТ — СК, Павлодарская обл., пруды и пойменные озера в окр. Павлодара (Свириденко, 2000); ЛС — АК, Первомайский р-н, окр. г. Барнаула, правобережная пойма р. Оби, пойменный водоем, 03.08.1998, Е. Ю. Зарубина; там же, 13.07.2002, Р. Р.; Усть-Пристанский р-н, окр. с. Клепиково, р. Камышинка, выше оз. Шибаево, 09.09.2000, Р. Р.

14. *C. canescens* Desv. et Lois. (*C. crinita* Wallr., *C. canescens* f. *popovae* Vilh., *C. crinita* f. *popovae* Vilh. in Popova, 1930).

ЛС: КО (Науменко, Суханов, 1999); СК, Северо-Казахстанская обл., лагуны по западному берегу оз. Малый Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000), оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1990), лагуны по западному берегу оз. Большой Тарангул (Свириденко, 2000), оз. Половинное (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000); НО, оз. Б. Чаны (как *C. crinita*, Дулькейт и др., 1935); Ярковский плес оз. Б. Чаны у деревень Средние Ярки и Квашнино (как *C. crinita*, Голлербах, 1945; Попова, 1980); оз. Б. Чаны, Ярковский плес, окр. с. Староярково, 05.08.2001, Л. К.; Купинский р-н, оз. Яркуль, северная часть, 17.08.2001, Л. К.; Барабинский р-н, оз. Сартлан, залив севернее Кармаклинского мыса, 18.07.2002, Л. К.; Здвинский р-н, окр. с. Нижний Чулым, оз. Саргуль, северо-западная часть, 10.07.2002, Л. К.; Здвинский р-н, окр. с. Михайловка, оз. Урюм, северная часть, 11.07.2002, Л. К.; Чистоозерный р-н, окр. с. Канавы, озерко, северо-западная часть, 25.07.2001, Л. К.

СТ: СК, Кустанайская обл., безымянное озеро в сосновом бору Аманкарагай (консульт. М. М. Голлербах, Э. К. Лукс; Катанская, 1970); НО, Баганский р-н, оз. Пичужкино Баганской системы озер (Свириденко, Юрлов, 2006); Чистоозерный р-н, оз. Абушкан, 27.06.2007, М. И. Соколова; АК, Ключевской р-н, малое озеро «Харовое» западнее с. Ключи (опр. Ю. Вильгельм; как *C. crinita*, Попова, 1929; как *C. crinita* f. *popovae*, Попова, 1930; как *C. canescens* f. *popovae*, Вильгельм, 1930); Волчихинский р-н, оз. Золотое, 25.07.2000, Р. Р.; там же, 06.10.2000, Д. А. Дурникин; Угловский р-н, с. Угловское, озерко напротив Угловского лесничества, 21.07.2000, Р. Р., А. А. Малиновских; Угловский р-н, окр. с. Ляпуново, безымянное озеро, на высохшем дне, 20.07.2000, Р. Р., А. А. Малиновских.

ДР: ЛС — ОО, Черлакский р-н, Верхнеильинский заказник, безымянное озеро (Свириденко, Свириденко, 2005).

На женских плодоносящих побегах образцов из безымянного озера в окр. с. Ляпуново наблюдали очень короткие листья — 3—3.5 мм дл., длина листьев мужских растений и листьев стерильных побегов женских растений была существенно больше (около 1 см). Стеблевая кора растений, собранных в оз. Б. Чаны, была на отдельных участках двухполосная или неправильная.

Интересной особенностью *C. canescens*, не свойственной другим видам харовых, является его партеногенетическое размножение. На территории стран бывшего СССР мужские растения найдены в Каспийском море, в устье р. Урал и в Средней Азии (Голлербах, Красавина, 1983). На исследуемой территории мужские растения зарегистрированы в малом озере к западу от с. Ключи в Кулундинской степи (Попова, 1930), на высохшем дне безымянного озера в окр. с. Ляпуново Угловского р-на и в оз. Бычье Волчихинского р-на Алтайского края (данные авторов). Во всех остальных популяциях обнаружены только женские растения.

15. *C. contraria* A. Br. (*C. contraria* f. *pseudofoetida* Vilh.).

ЛС: КО (Науменко, Суханов, 1999); СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул в устье р. Камысакты, оз. Половинное (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000), р. Камысакты в 3 км выше устья (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000), окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); НО, Здвинский р-н, оз. М. Чаны: в курье Жилой, у курьи Широкой (опр. М. М. Голлербах; Попова, 1980); оз. М. Чаны, северо-восточная часть, 27.07.2001, Л. К.; Купинский р-н, оз. Яркуль (Сафонова, Ермолаев, 1983), оз. Индерское у д. Индерское (Вильгельм, 1930); оз. Урюм (Сафонова, Ермолаев, 1983); АК, Баевский р-н, оз. Травное, 09.08.1997, Е. Ю. Зарубина.

СТ: НО, Карасукский р-н, оз. Кривое, плес Благодатное, северная оконечность, окр. с. Благодатное, 28.07.2006, Л. К., Р. Р.; Карасукский р-н, отнога оз. Кусган, 26.07.2006, Л. К., Р. Р.; АК, Бурлинский р-н, оз. Песчаное Бурлинской системы озер, 19.06.2002, Л. К.; Славгородский р-н, окр. г. Яровое, искусственный водоем, 28.06.2000, Р. Р.; Угловский р-н, окр. с. Ляпуново, оз. Ляпуниха, восточный берег, 20.07.2000, Р. Р., А. А. Малиновских.

ДР: ЛС — ТО, г. Ишим, старица за р. Ишим («Ischim apud fl. Ischim», как *C. contraria* f. *pseudofoetida*, Вильгельм, 1930 : 589; Голлербах, 1950); ЛС — ОО, Черлакский р-н, Верхнеильинский заказник, безымянное озеро (Свириденко, Свириденко, 2005).

Встреченные в оз. Кривое растения можно ошибочно отнести к *C. shaffneri*, если не располагать данными о зрелых ооспорах, размеры и цвет которых в данном случае соответствуют *C. contraria*. Кроме того, у экземпляров этого локуса были нередки участки трехполосной стеблевой коры, что в сочетании с относительно короткими листьями (в 2—3-(5) раз короче междоузлий) характеризует эту своеобразную форму *C. contraria*. Интересной особенностью экземпляров с молодыми гаметангиями из отноги оз. Кусган являются лишенные коры листья.

16. *C. delicatula* Ag.

ЛСТ: СК, Северо-Казахстанская обл., окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000).

СТ: СК, Павлодарская обл., водохранилище № 5 канала Иртыш—Караганда (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); АК, Угловский р-н, окр. с. Ляпуново, безымянное озеро, на высохшем дне, 20.07.2000, Р. Р., А. А. Малиновских.

ДР: ЛС — АК, Бийский р-н, оз. Канонерское (опр. М. М. Голлербах; Ильин, 1988).

17. *C. fischeri* Mig.

СТ: НО, Карасукский р-н, оз. Кривое (опр. М. М. Голлербах; Ермолаев, 1982).

18. *C. fragilis* Desv. (*C. fragilis* f. *normalis* Mig., *C. fragilis* f. *macrophylla* Vilh., *C. globularis* Thuill.)

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000; как *C. globularis*, Sviridenko, Sviridenko, 2003), р. Камысакты в 3 км выше устья (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000), окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000), оз. Загонное (Свириденко, Свириденко, 1995), оз. Башкирское (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000; как *C. globularis*, Sviridenko, Sviridenko, 2003), оз. Рыбное (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); ОО, Крутинский р-н, верховье р. Яман, временный водоем (Свириденко, Свириденко, 2005); НО, окр. г. Новосибирска, р. Барлак (как *C. fragilis* f. *macrophylla* Vilh., Вильгельм, 1930); Кочковский р-н, р. Карасук, выше с. Быструха, придаточный водоем р. Карасук, 23.07.2006, Л. К., Р. Р.; Чулымский р-н, р. Сума, верхнее течение в окр. пос. Малиновский, 14.07.2005, Л. К.; нижнее течение в окр. с. Усть-Сумы, 18.07.2005, Л. К.; Доволенский р-н, р. Чулым, выше с. Ярки, 19.07.2005, Л. К.; Каргатский р-н, р. Каргат, выше пос. Старомихайловский, 17.07.2005, Л. К.; Усть-Таркский р-н, оз. Сосновое, южная часть, 06.08.2002, Л. К.; Усть-Таркский р-н, оз. Угуй, восточная часть, 05.08.2002, Л. К.; Куйбышевский р-н, окр. с. Гжатск, оз. Камбала, северо-западная часть, 07.09.2003, Л. К.; Куйбышевский р-н, оз. Барчин, северо-восточная часть, 11.08.2002, Л. К.; Усть-Таркский р-н, оз. Сарбалык, южная часть, 02.08.2002, Л. К.; Венгеровский р-н, оз. Кунлы, юго-восточная часть, 03.08.2002, Л. К.; Венгеровский р-н, оз. Карасук, северная часть, 03.08.2002, Л. К.; НО, оз. Б. Чаны (Свириденко, Юрлов, 2006); НО, Чановский р-н, окр. с. Новоалександровка, оз. Отреченское, юго-восточная часть, 08.08.2001, Л. К.; АК, окр. г. Барнаула, старица р. Барнаулки, 07.06.2000; там же, придаточный водоем р. Барнаулки, 22.10.2000, 23.09.2001, Р. Р.; Топчихинский р-н, окр. с. Зимино, р. Барнаулка, ниже оз. Кармацкое, 13.08.1999, Р. Р.; Калманский р-н, окр. с. Черемное, р. Барнаулка, 30.08.2000, Р. Р.; Усть-Пристанский р-н, окр. с. Клепиково, р. Камышинка, выше оз. Шибаево, 09.09.2000, Р. Р.

СТ: СК, Кустанайская обл., оз. Жаркаин (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000); Павлодарская обл., водохранилище № 5 канала Иртыш—Караганда (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); НО, Карасукский р-н, озера Студеное, Кривое, Астродым (опр. М. М. Голлербах; Ермолаев, 1965, 1982); Карасукский р-н, оз. Кривое, плес Гусиное, 28.07.2006, Л. К., Р. Р.; Карасукский р-н, оз. Кротовая Ляга, южная оконечность, лодочный канал, 25.07.2006, Л. К., Р. Р.; АК, юго-запад Западно-Сибирской равнины (Кириллов и др., 1993).

ДР: ЛС — СК, Северо-Казахстанская обл., окр. г. Петропавловска, котлован песчаного карьера в пойме р. Ишим (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); СТ — СК, Павлодарская обл., правобережье р. Иртыш у сел Акку и Кызылкогам[2] (Нурашов, 2003); ЛС — ОО, Омский р-н, 0.5 км севернее пос. Новая Станица, пойма р. Иртыш, временный водоем в песчаном карьере; Омский р-н, 22 км севернее г. Омска, пойма р. Иртыш, пруд; северная окраина г. Омска, надпойменная терраса р. Иртыш, временный водоем в котловане (Свириденко, Свириденко, 2005); АК, «Сибирь... около Бараула (Барнаула?) к северу от Алтая» («Sibirien... bei Baraul nördl. von Altai (Ehrenberg)»: Braun, Nordstedt, 1882 : 182); «Барнаул около Томска» («Barnaul prope Tomsk», как *C. fragilis* f. *normalis*, Вильгельм, 1930 : 594); Бийский р-н, оз. Канонерское (опр. М. М. Голлербах; Ильин, 1988); окр. г. Барнаула, левобережная пойма р. Оби, старица, 22.08.2000; там же, пруды, 21.08.1999, 10.06.2000, Р. Р.; Первомайский р-н, окр. г. Новоалтайска, правобережная пойма р. Оби, озеровидный водоем, 11.08.2002, Р. Р.; окр. г. Барнаула, Первомайский р-н, правобережная пойма р. Оби, пойменный водоем, 23.09.2000, Р. Р.; Советский р-н, р. Шульгинка, с. Шульгинка, 01.08.1999, Р. Р.

У некоторых растений, по всем признакам, соответствующим *C. fragilis*, на отдельных участках стебля иногда наблюдали первичные трубки, ширина которых до 1.5 раза превышала ширину вторичных.

19. *C. kirghisorum* Lessing emend. Hollerb.

СТ: Западная Сибирь, в южных и западных районах (Голлербах, Красавина, 1983).

20. *C. neglecta* Hollerb.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000).

21. *C. schaffneri* (A. Br.) T. Allen.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., временный водоем в 1 км восточнее оз. Половинное (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000).

---

[2] Место сбора точнее не указано, местонахождение отнесено к долине р. Иртыш.

СТ: СК, Кустанайская обл., оз. Речное (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000); НО, Карасукский р-н, озера Студеное и Кривое (опр. М. М. Голлербах; Ермолаев, 1965, 1982).

ДР: ЛС — ОО, г. Омск, пруд в парке (Свириденко, Свириденко, 2005).

22. *C. tenuispina* A. Br.

ЛС: СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000).

23. *C. tomentosa* L.

ЛС: КО, озера Тишково, Окуневское, Тинное, Чистое; СК, Кустанайская обл., оз. Тенгиз (консульт. М. М. Голлербах, Э. К. Лукс; Катанская, 1970); ОО, Крутинский р-н, верховье р. Яман, временный водоем (Свириденко, Свириденко, 2005); НО, оз. Б. Чаны, оз. М. Чаны (Свириденко, Юрлов, 2006).

СТ: СК, Кустанайская обл., оз. Жаркаин (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000); НО, Баганский р-н, оз. Ульяновское Баганской системы озер (Свириденко, Юрлов, 2006); Карасукский р-н, оз. Кривое: плес Сопатое, северная оконечность плеса Благодатное в окр. с. Благодатное, 28.07.2006, Л. К., Р. Р.; Карасукский р-н, оз. Кротовая Ляга, южная часть озера, у края тростниковых сплавин, 07.08.2003, Л. К.; там же, южная оконечность, в лодочном канале, 25.07.2006, Л. К., Р. Р.

ДР: ЛС — ОО, Омский р-н, 0.5 км севернее пос. Новая Станица, пойма р. Иртыш, временный водоем в песчаном карьере (Свириденко, Свириденко, 2005).

В оз. Кротовая Ляга в 2003 г. стерильные растения, соответствующие этому виду по большинству признаков, обладали трехполосной стеблевой корой, двухполосные участки были редки.

24. *C. vulgaris* L. emend. Wallr. (*C. foetida* f. *longibracteata* A. Br.).

ЛС: ТО, «Тобольская губерния, Ишимский уезд, Ишим» (как *C. foetida* f. *longibracteata* A. Br., Вильгельм, 1930; Голлербах, 1950); СК, Северо-Казахстанская обл., оз. Малый Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000), оз. Большой Тарангул (Свириденко, Свириденко, 1990, 1997; Свириденко, 2000); окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое (Свириденко, Свириденко, 1995; Свириденко, 2000); ОО, Крутинский р-н, верховье р. Яман, временный водоем (Свириденко, Свириденко, 2005); НО, окр. г. Новосибирска, р. Барлак (как *C. foetida* f. *longibracteata*, Вильгельм, 1930), оз. Б. Чаны, оз. М. Чаны (Свириденко, Юрлов, 2006); Кочковский р-н, выше с. Быструха, придаточный водоем р. Карасук, старица р. Карасук, 23.07.2006, Л. К., Р. Р.; Краснозерский р-н, р. Карасук, ниже с. Краснозерное, 24.07.2006, Л. К., Р. Р.; Кочковский р-н, р. Карасук, окр. с. Жуланка, 14.08.2003, Л. К.; Здвинский р-н, оз. Урюм, окр. с. Михайловка, 11.07.2002, Л. К.; Доволенский р-н, оз. Суздалка, 09.07.2002, Л. К.; Здвинский р-н, оз. Саргуль, окр. с. Н. Чулым, 10.07.2002, Л. К.; АК, Егорьевский р-н, окр. оз. Горькое-Перешеечное, озерко, 27.07.1996, Е. Ю. Зарубина; окр. г. Барнаула, придаточные водоемы р. Барнаулки, 30.08.2000, 22.10.2000, Р. Р.; р. Барнаулка ниже с. Борзовая Заимка, 23.09.2001, Р. Р.; пойма р. Барнаулки, лужа в окр. старицы у л/о «Дружных», 18.06.2000, Р. Р.; г. Барнаул, р. Барнаулка выше Булыгинского пруда, Булыгинский пруд на р. Барнаулке, 24.08.2000, ниже Булыгинского пруда, 30.08.2000, Р. Р.

СТ: СК, Кустанайская обл., оз. Койбагар (Свириденко, Свириденко, 1985, 1990; Свириденко, 2000); Павлодарская обл., водохранилище № 1 канала Иртыш—Караганда (Свириденко, 2000); АК, Славгородский р-н, окр. оз. Большое Яровое, озеровидный водоем «Теплый ключ», 29.06.2000, Р. Р.; Волчихинский р-н, с. Усть-Волчиха, р. Волчиха, 25.07.2000, Р. Р.; «Алтай, Локтевск» (Ruprecht, цит. по: Голлербах, 1950 : 68).

ДР: ЛС — СК, Северо-Казахстанская обл., временные водоемы, пруды в пойме р. Ишим в окр. г. Петропавловска (Свириденко, Свириденко, 1990; Свириденко, 2000); СТ — СК, Павлодарская обл., Лебяжинский р-н, правобережье р. Иртыш у с. Акку и с. Кызылкогам[3] (Нурашов, 2003); ЛС — ОО, Омский р-н, 0.5 км севернее пос. Новая Станица, пойма р. Иртыш, временный водоем в песчаном карьере (Свириденко, Свириденко, 2005); АК, окр. г. Барнаула, левобережная пойма р. Оби, пруды, 21.08.1999, 27.05.2000, 10.06.2000, 04.08.2002, 14.06.2003, Р. Р.

По литературным источникам, для юга Западно-Сибирской равнины известны 22 вида харовых из более чем 69 водоемов и водотоков. Авторами в разнотипных водных объектах Новосибирской обл. и Алтайского края обнаружено 14 видов, в том числе 2 новых для Западно-Сибирской равнины (*Chara aculeolata* и *C. arcuatofolia*), из 61 водоема и водотока, что существенно дополняет имеющуюся информацию о пространственном распределении харовых этого региона. В целом к настоящему времени на этой территории найдено 24 вида из 5 родов, в том числе в лесостепи — 19, в степи — 16, в долинах крупных рек — 11 видов (см. таблицу) из более чем 122 водоемов и водотоков.

Результаты исследований авторов расширяют представления об ареале *C. arcuatofolia* Vilhelm (Vilhelm, 1928, цит. по: Голлербах, 1950; Голлербах, Красавина, 1983), описанного по образцам из Казахстана, из области внутреннего стока между бассейнами рек Эмба и Тургай — р. Каульджур, стекающей с гор Мугоджары. Позднее Голлербах существенно дополнил описание этого вида и показал, что он отличается от близкого по большинству признаков *C. connivens* Salzm. ex A. Br. однодомностью (Голлербах, Красавина, 1983). В Азии *C. arcuatofolia* обнаружен также в Кузнецком Алатау (Волобаев, 1991), Восточном Забайкалье (Базарова, Итигилова, 2006), бассейне Верхней Оби и области замкнутого стока юга Обь-Иртышского междуречья (данные авторов); в Европе встречен в Украинском Полесье (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004; Борисова, 2005) и Горном Крыму (Паламарь-Мордвинцева, 1998). Другой впервые обнаруженныей вид *Chara aculeolata* является широко распространенным видом (Dąmbska, 1964).

На юге Западно-Сибирской равнины наиболее насыщен видами род *Chara* (17 видов), менее разнообразен род *Nitella* (4 вида), представители которого обнаружены только в лесостепи и долинах крупных рек. Роды *Nitellopsis*, *Tolypella*, *Lamprothamnium* включают по одному виду. Разнообразие представителей рода *Chara* в лесостепи и степи идентично — по 13 видов.

Только в лесостепи обнаружены *Nitella confervacea, N. gracilis, N. hyalina*, *Chara baueri*, *C. neglecta*, *C. tenuispina*, только в степи — *Nitellopsis obtusa*, *C. aculeolata*, *C. fischeri*, *C. kirghizorum*. В долинах крупных рек харовые представлены видами, которые присутствуют и на окружающих территориях; разнообразие *Charophyta* здесь в 1.5 раза ниже, чем в лесостепи и степи. Единственным исключением является *C. braunii*: все местонахождения этого вида расположены в долинах крупных рек. Следовательно, флору харовых водорослей долин крупных рек юга Западно-Сибирской равнины можно рассматривать как обедненную флору окружающих территорий. Это наглядно демонстрируют результаты сравнения видового состава обсуждаемых водорослей долин крупных рек, лесостепи и степи (см. рисунок). Существенно меньшее количество видов *Charophyta* степных участков долин крупных рек по сравнению с лесостепными (см. таблицу) скорее отражает меньшую

---

[3] См. ссылку у *C. fragilis*.

Распределение видов харовых водорослей водоемов и водотоков юга Западно-Сибирской равнины по местообитаниям

Вид	ЛС	СТ	ДР	
			ЛС	СТ
Nitella confervacea	+	—	—	—
N. gracilis	+	—	—	—
N. hyalina	+	—	—	—
N. mucronata	+	—	+	—
Tolypella prolifera	+	+	+	—
Nitellopsis obtusa	—	+	—	—
Lamprothamnium papulosum	+	+	—	—
Chara aculeolata	—	+	—	—
C. altaica	+	+	+	—
C. arcuatofolia	+	+	—	—
C. aspera	+	+	—	—
C. baueri	+	—	—	—
C. braunii	—	—	+	+
C. canescens	+	+	+	—
C. contraria	+	+	+	—
C. delicatula	+	+	+	—
C. fischeri	—	+	—	—
C. fragilis	+	+	+	+
C. kirghisorum	—	+	—	—
C. neglecta	+	—	—	—
C. schaffneri	+	+	+	—
C. tenuispina	+	—	—	—
C. tomentosa	+	+	+	—
C. vulgaris	+	+	+	+
Всего видов: 24	19	16	11	3

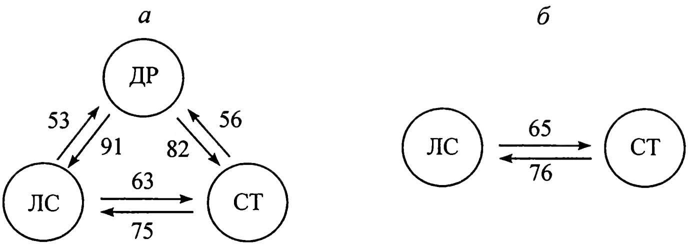
Примечание. ЛС — лесостепь, СТ — степь, ДР — долины крупных рек, + — присутствие вида, «—» — отсутствие.

степень изученности первых территорий. Если пренебречь последним обстоятельством, которое, по-видимому, справедливо и для речных долин в целом, можно предположить, что низкая оригинальность видового состава харовых водорослей долин крупных рек может означать меньшую значимость этих интразональных территорий в процессах распространения и видообразования *Charophyta* на рассматриваемой территории.

Учитывая данные по лесостепным и степным участкам долин крупных рек, разнообразие харовых водорослей в лесостепи составляет 20 видов, степи — 17 видов, в том числе 13 общих видов для этих географических зон.

Оба варианта сравнения демонстрируют значительное сходство видового состава *Charophyta* лесостепи и степи, относительно большую оригинальность первой географической зоны по этому показателю (см. рисунок).

По литературным и оригинальным данным, в лесостепи Западно-Сибирской равнины наиболее часто встречены *C. fragilis* (24 % от общего количества обнару-



Ориентированные мультиграфы на множестве мер включения видового состава харовых водорослей долин крупных рек (ДР), лесостепи (ЛС), степи (СТ) юга Западно-Сибирской равнины.

а — данные по ДР учтены отдельно, *б* — данные по ДР включены в соответствующие зоны. Цифры у ребер — меры включения, %.

женных популяций харовых водорослей), *C. vulgaris* (18 %), *C. canescens* и *C. aspera* (по 10 %); в степи — *C. canescens* и *C. fragilis* (по 12 %), *C. altaica* и *C. tomentosa* (по 10 %); в долинах крупных рек — *C. fragilis* (32 %) и *C. vulgaris* (13 %).

Благодарности

Авторы благодарны А. Н. Куприянову (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН — ЦСБС СО РАН) за возможность сбора материала в экспедиции 2000 г. Выражаем признательность Е. Ю. Зарубиной (Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул) и Д. А. Дурникину (Алтайский государственный университет, г. Барнаул) за предоставленные материалы. Благодарим Л. В. Жакову (Зоологический институт РАН) за ценные консультации. Особо признательны Т. А. Сафоновой (ЦСБС СО РАН) за библиографию и аннотированный список харовых водорослей Западной Сибири.

Сбор материала выполнен частично при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49893).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтайский край. Атлас. Т. 1. М.; Барнаул, 1978. 222 с.

Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.

Атлас Омской области. М.; Омск, 1997. 56 с.

Атлас Новосибирской области. М., 2002. 56 с.

Базарова Б. Б., Итигилова М. Ц. Многолетняя динамика продуктивности водной растительности оз. Арахлей (Восточное Забайкалье) // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 1. С. 81—85.

Борисова Е. В. Видовой состав и распространение *Charales* в Украине // Альгология. 2005. Т. 15. № 2. С. 205—217.

Верещагина Н. В. Материалы к изучению водорослей Кулундинского озера // Актуальные проблемы современной лимнологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. молодых ученых по пробл. совр. лимнологии, Ленинград, апрель 1988 г. Л., 1988. С. 11—12.

Вильгельм Я. Дополнение к изучению харовых водорослей СССР // Изв. Гл. бот. Сада СССР. Л., 1930. Т. 29. Вып. 5—6. С. 582—596.

Волобаев П. А. Флора и экологические закономерности распространения водных макрофитов Кузнецкого Алатау: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 16 с.

Голлербах М. М. О строении стеблевой коры и видовой самостоятельности *Chara sibirica* Mig. // Бот. материалы Отд. спор. раст. 1945. Т. 5. Вып. 10/12. С. 138—142.

Голлербах М. М. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2. Вып. 5. С. 20—94.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли — *Charophyta*. Л., 1983. 190 с.

Дулькейт Г. Д., Башмаков В. Н., Башмакова А. Я. Барабинские озера и их рыбное хозяйство // Тр. Зап.-Сиб. отд. ВНИОРХ. Т. 2. Томск, 1935. С. 18—148.

Ермолаев В. И. Фитопланктон оз. Студеного системы реки Карасук // Водоросли и грибы Западной Сибири. Ч. 2. Новосибирск, 1965. С. 50—56. (Тр. ЦСБС СО АН СССР. Вып. 10).

Ермолаев В. И. Водоросли озер нижнего течения реки Карасук (северная часть Кулундинской степи) // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 69—79.

Западная Сибирь. М., 1963. 488 с.

Зарубина Е. Ю., Романов Р. Е. Харовые водоросли (*Charophyta*) бассейна Верхней Оби и области замкнутого стока Кулундинской низменности // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. XII Междунар. конф. мол. ученых, посвящ. 50-летию назначения И. Д. Папанина директором ИБВВ, Борок, 23—26 сентября 2002 г. Борок, 2002. С. 6—7.

Зверева О. С. Опыт рекогносцировочного обследования озер по Омскому и Славгородскому округам Сибкрая. Красноярск, 1930. 90 с. (Тр. Сиб. науч. рыбохоз. станции. Т. 5. Вып. 2).

Ильин В. В. Макрофиты озер Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1984. 18 с.

Ильин В. В. Флора и растительность Канонерского озера // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. № 14. Вып. 2. С. 31—38.

Катанская В. М. Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны СССР. Внутривековая изменчивость состояния озер Казахстана. Л., 1970. С. 92—135.

Киприянова Л. М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озер // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12. № 2. С. 193—200.

Киприянова Л. М., Романов Р. Е. Разнообразие и экология харовых водорослей юга Западной Сибири // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: III Междунар. науч. конф., Минск, 17—22 сентября 2007 г. Минск, 2007. С. 146.

Кириллов В. В., Лопатин В. Н., Щур Л. А. и др. Биоиндикация качества поверхностных вод бассейна реки Алей // Ядерные испытания, окружающая среда и здоровье населения Алтайского края. Матер. науч. исслед. Барнаул, 1993. Т. 2. Кн. 2. С. 104—117.

Комлев А. М., Кухарская В. Л., Черникова М. И. Климат и гидрология // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск, 1978. С. 5—25.

Королюк А. Ю., Киприянова Л. М. Растительные сообщества Центральной Барабы (район озера Чаны) // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12. 2. С. 193—200.

Максимов А. А., Сипко Л. Л., Крайнов В. М. Озерный внутривековой природный цикл // Экология озера Чаны. Новосибирск, 1986. С. 28—57.

Науменко Н. И., Суханов Д. В. Список растений Южного Зауралья (Курганская область и сопредельные территории России и Казахстана). Методич. пособие. Курган, 1999. 36 с.

Нурашов С. Б. Материалы к изучению харовых водорослей в Казахстане // Изучение растительного мира Казахстана и его охрана: Матер. II Междунар. молодеж. ботанич. конф., посвящ. памяти М. С. Байтенова, Алматы, 8—10 апреля 2003 г. Алматы, 2003. С. 94—97.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. *Charophyta* Крымского полуострова (Украина) // Альгология. 1998. Т. 8. № 1. С. 14—22.

Паламарь-Мордвинцева Г. М., Царенко П. М. Красный список *Charales* Украины // Альгология. 2004. Т. 14. № 4. С. 399—412.

Попова Т. Г. О двух новых формах водорослей из Западной Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета. 1929. № 4—5. С. 4—6.

Попова Т. Г. К флоре минеральных водоемов Западной Сибири // Изв. ГБС. 1930. Т. 29. Вып. 3—4. С. 237—264.

Попова Т. Г. Основные черты распределения и состава водорослевого населения озер Чаны и Яркуль в период многоводья 1947—1948 гг. // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 3—44.

Природное районирование Северного Казахстана. М.; Л., 1960. 468 с.

Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта. Масштаб 1:1 500 000. М., 1976.

Савкин В. М., Двуреченская С. Я., Сапрыкина Я. В., Марусин К. В. Основные гидролого-морфометрические и гидрохимические характеристики оз. Чаны // Сиб. экол. журн. Т. 12. № 2. 2005. С. 183—192.

Савченко Н. В. Озера южных равнин Западной Сибири. Новосибирск, 1997. 300 с.

Сафонова Т. А. Харовые водоросли (*Charophyta*) в водоемах Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. II Междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 23—25 августа 2003 г. Барнаул, 2003. С. 87—89.

Сафонова Т. А., Ермолаев В. И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 152 с.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (*Charophyta*) во флоре Северо-Казахстанской и Кустанайской областей. Алма-Ата, 1985. 22 с. Деп. в КазНИИНТИ 12.06.85. № 990 Ка—85.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (*Charophyta*) Северного Казахстана // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 564—570.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Новые находки харовых водорослей (*Charophyta*) в Северном Казахстане // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 111—116.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Ценотическое значение харовых водорослей (*Charophyta*) в Северном Казахстане // Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири: Тез. докл. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Л. П. Сергиевской, Томск, 8—9 апреля 1997 г. Томск, 1997. С. 109—112.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф. Харовые водоросли (*Charophyta*) в Омской области // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Матер. III Междунар. науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. Томск, 2005. С. 185—186.

Свириденко Б. Ф., Юрлов А. К. Гиперценотическая организация растительности озер Барабинской равнины (Новосибирская область) // Вестн. Омского государственного педагогического университета. Электронный журнал. 2006. [www.omsk.edu].

Флора Западной Сибири. Вып. 8. *Geraniaceae — Cornaceae*. Томск, 1935. С. 1819—2087.

Шнитников А. В. Озера Западной Азии — индикаторы колебаний общей увлажненности их бассейнов // Озера полуаридной зоны. М.; Л., 1963. С. 4—74.

Якубова А. И. Растительность озера Сартлана и ее изменения в связи с колебаниями уровня воды // Тр. ТГУ им. В. В. Куйбышева. 1953. Т. 125. С. 223—248.

Braun A., Nordstedt O. Fragmente einer Monographie der Characeen. Nach den hinterlassenen Manuscripten A. Brauns's herausgegeben von Dr. O. Nordstedt // Abh. K. Akad. Wiss. Berlin, 1882. 211 S. Pl. I—VII.

Dąmbska I. Flora słodkowodna Polski. T. 13. *Charophyta* — Ramienice. Warszawa, 1964. 126 S.

Kipriyanova L. M., Yermolaeva N. I., Bezmaternykh D. M. et al. Changes in the biota of Chany Lake along a salinity gradient // Hydrobiologia. 2007. Vol. 576. P. 83—93.

Langangen A., Sviridenko B. F. Chara baueri A. Br., a charophyte with a disjunct distribution // Cryptogamie, Algologie. 1995. Vol. 16. N 2. P. 125—132.

Migula W. Characeae Rossicae ex herbario horti Petropolitani, determinatae et descriptae a Prof. W. Migula (Karlsruhe) // Тр. Императ. СПб. бот. сада. СПб., 1904. Т. 23. Вып. 3. С. 533—539.

Sviridenko B. F., Sviridenko T. V. Distribution and ecology of *Charophyta* in the Northern Kazakhstan // Acta Micropalaeontologica Sinica. 2003. Vol. 20. N 2. P. 139—146.

Wood R. D., Imahori K. Monograph of the *Characeae*. Weinhelm, 1965. 904 p.

SUMMARY

The species composition of charophytes in waterbodies and streams of the southern West-Siberian Plain is characterized on the base of summarized published and original data. 24 species of *Charophyta* are found, including 18 in forest-steppe, 16 in steppe, and 11 species in large river valleys. 2 species (*Chara aculeolata* and *C. arcuatofolia*) are reported for the first time in West-Siberian Plain. The significant similarity of *Charophyta* species composition in forest-steppe, steppe and large river valleys, and low originality of *Charophyta* composition in large river valleys are revealed.

УДК 581.82 : 582.999 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© С. С. Попова, О. В. Яковлева

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ СЕМЯН СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ *VITIS* И *AMPELOPSIS* (*VITACEAE*)

S. S. POPOVA, O. V. YAKOVLEVA. SEED MORPHOLOGY AND ANATOMY OF EXTANT AND FOSSIL SPECIES OF *VITIS* AND *AMPELOPSIS* (*VITACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: celenkova@gmail.com

Поступила 29.12.2008
Окончательный вариант получен 28.01.2009

Исследованы семена 17 современных и 7 ископаемых видов *Ampelopsis* Michx. и *Vitis* L. для выявления дополнительных диагностических признаков. Семена большинства исследованных современных представителей рода *Vitis* характеризуются находящейся на дорсальной стороне мезохалазой, расположением вентральных впячиваний (руминаций) параллельно рафе и прямым небольшим фуникулусом. Семена современных представителей *Ampelopsis* обычно имеют перихалазу, расположенную в медианной плоскости на дорсальной стороне. Вентральные впячивания при этом всегда находятся под углом к рафе, а фуникулус вентрально загнут. Ископаемые семена *Vitis* и *Ampelopsis* также имеют все отмеченные морфологические особенности строения своих современных аналогов. По общему плану строения тесты и тегмена современные виды *Vitis* и *Ampelopsis* весьма однообразны. Однако выявлено, что в ряде случаев виды различаются набором анатомических признаков: наличием в мезотесте лизигенных полостей и танинов, количеством кристаллов в клетках эндотесты. Результаты проведенного исследования позволяют по морфологическим признакам относить ископаемые семена к родам *Vitis* и *Ampelopsis*. Особенности строения семенной кожуры, подтверждая принадлежность семян ископаемых видов к сем. *Vitaceae*, позволяют определить их наиболее близкие современные аналоги.

Ключевые слова: морфология семян, анатомия семенной кожуры, *Ampelopsis*, *Vitis*, *Vitaceae*.

Сем. *Vitaceae* включает в себя около 14 родов и 900 видов (Soejima, Wen, 2006). Это в основном древесные лианы с простым и очередным листорасположением, мелкими цветками, собранными в метельчатые соцветия. В настоящее время семейство широко распространено в тропическом поясе Азии, Африки, Австралии, Америки и меньше в умеренном поясе. Ископаемые семена *Vitaceae* известны из третичных и четвертичных отложений Северной Америки и Евразии. На территории России и сопредельных государств в ископаемом состоянии карпологические остатки встречаются начиная с олигоцена, будучи отнесенными к видам разных родов *Vitaceae*. Ископаемые свидетельства на основании находок отпечатков листьев данного семейства изложены в работе А. Н. Криштофовича (1938). Почти не возникает сложностей с определением семян данного семейства в связи с наличием морфологически выраженной халазы и вентральных впячиваний (инвагинаций). Критический обзор литературных данных показал, что нет единообразия при описании диагностических признаков семян разных родов.

Существуют определенные трудности с диагностикой семян таких родов, как *Vitis* и *Ampelopsis*, поскольку виды этих родов часто обладают сходными морфологическими чертами. Авторы, исследовавшие ископаемые семена *Vitaceae* (Reid, Chandler, 1933; Miki, 1956; Дорофеев, 1952, 1957, 1959; Collinson, 1981; Manchester, 1994; Никитин, 2006), при определении их родового или видового ранга опирались в основном на морфологические признаки строения семян и в редких случаях на анатомические (Cevallos-Ferriz, Stokey, 1990). Используемые морфологические признаки, на наш взгляд, иногда недостаточно устойчивы и обладают сильной изменчивостью внутри одного вида. Например, такой признак, как форма семени (в том числе на поперечном сечении) может изменяться в зависимости от количества семян в плоде. Несмотря на это, в некоторых ранних палеоботанических сводках при описании видов этот признак использовали для диагностики (Reid, Chandler, 1933). Позднее в качестве основных отличий *Vitis* от *Ampelopsis* приводили размер халазы и форму вентральных впячиваний (Miki, 1956; Collinson, 1981). Оба эти признака также весьма вариабельны.

Начиная с 1960-х годов предпринимались попытки установить диагностические признаки семян *Vitaceae* с использованием морфометрических методов (Рухадзе, 1968а, б; Chen, Manchester, 2007). Л. П. Рухадзе (1968а) использовала подобную методику с целью выявления достоверных отличий и родства между ископаемыми и современными видами *Vitis*. В результате были обнаружены некоторые родственные связи между ископаемыми и современными видами, но, к сожалению, осталось не ясным, какие признаки строения семян являются наиболее устойчивыми, чтобы их использовать для видовой диагностики. J. Chen и S. Manchester (2007), также применяя морфометрический метод, изучали современные и ископаемые семена *Ampelopcissus*. Ими были получены весьма интересные данные, которые в последующем использовались для ревизии находок семян рода *Ampelopcissus* на территории Северной Америки и легли в основу разделения всех семян данного рода на четыре морфологические группы.

Однако морфологических характеристик не всегда достаточно для комплексного диагностирования ископаемых семян *Vitaceae*. Настоящая статья посвящена изучению морфологии и анатомии современных и ископаемых семян родов *Vitis* и *Ampelopsis* с целью выявить диагностические признаки, необходимые для идентификации ископаемых семян этих родов.

Материал и методика

Для морфолого-анатомического изучения были отобраны образцы семян 10 современных видов *Ampelopsis* (*A. aconitifolia* Bunge, *A. aegirophylla* (Bunge) Planch., *A. brevipedunculata* (Maxim.) Trautv., *A. cordata* Michx., *A. fargesii* Gagnep., *A. heterophylla* Siebold et Zucc., *A. megalophylla* Diels et Gilg, *A. serianiifolia* Bunge и *A. watsoniana* Wilts), 7 современных видов *Vitis* (*V. amurensis* Rupr., *A. japonica* Thunb., *V. labrisca* L., *V. rotundifolia* Michx., *V. silvestris* Gmel., *V. thomsonii* M. A. Lawson, *V. thunbergii* Siebold et Zucc. и *V. vinifera* L.). *V. rubra* Michx., *A. bodinieri* (H. Lév. et Vaniot) Rehder, *A. hederaceae* DC, *A. japonica* C. K. Schneid. изучены только морфологически. Исследованы 7 ископаемых видов обоих родов: *Ampelopsis macrosperma* P. Dorofeev из среднего миоцена Омской обл., *Ampelopsis rotundatoides* P. Dorofeev из олигоцена Томской обл., *Ampelopsis tertiaria* P. Dorofeev из раннего миоцена Омской обл., *Ampelopsis* sp. 1 из раннего миоцена Омской обл., *Vitis tomskiana* P. Dorofeev из олигоцена Томской обл., *Vitaceae* gen. et sp. indet. 1 из раннего миоцена Томской обл., *Vitaceae* gen. et sp. indet. 2 из позднего миоцена Ростовской обл. Образцы происходят из коллекции современных и ископаемых семян П. И. Дорофеева, хранящейся в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Морфологию семян изучали с помощью стереоскопического микроскопа МС-2. Был сделан ряд фотографий при помощи цифровой камеры Olympus SP 350. Для анатомических исследований семена фиксировали по общепринятой методике, изучали в дальнейшем с помощью просвечивающего электронного микроскопа (Яковлева, Кравцова, 1999; Светлова, Яковлева, 2006). Для лучшего проникновения фиксатора семена надкалывали и выдерживали в формглутаре в течение недели в холодильнике. Постфиксацию проводили 2%-м раствором осмия в течение суток. Материал обезвоживали в серии растворов ацетона возрастающей концентрации. Для заливки использовали смесь эпона и аралдита. Полутонкие поперечные срезы (1.5—3 мкм) получали с помощью ультрамикротома Reichert и окрашивали их 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере. Полутонкие срезы рассматривали под световым микроскопом «Микмед — 6». Фотографии препаратов сделаны при помощи цифровой камеры Olympus SP 350. Ультратонкие срезы получали с помощью ультрамикротома Ultracut E (Reichert—Jung), срезы контрастировали цитратом свинца в течение 5 мин и фотографировали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Tesla BS 500.

Результаты исследования

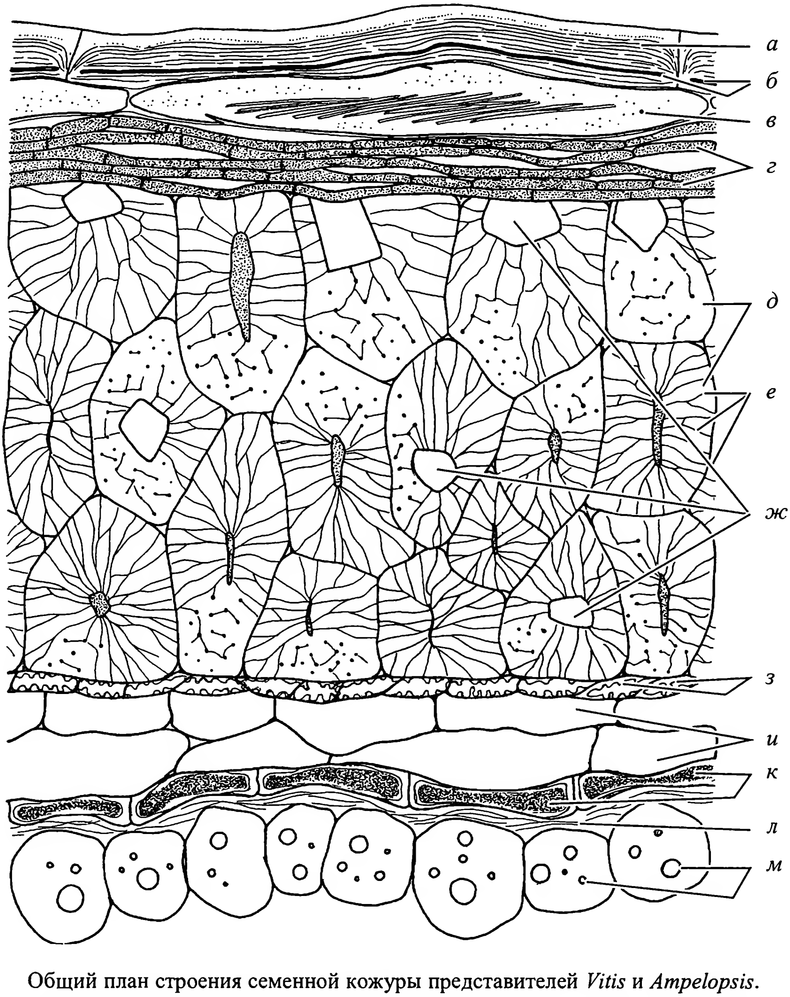
Семена современных *Vitis* и *Ampelopsis* обратно-яйцевидные в очертании, в ряде случаев на поверхности имеются желобки и складки, что обусловлено руминированностью эндосперма. Семена разных видов могут быть как гладкие, так и с рельефной складчатой поверхностью, например у *V. rotundifolia*. Основание семени образовано фуникулусом и слегка оттянуто. Фуникулус у видов рода *Vitis* (*V. amurensis*, *V. japonica*, *V. labrusca*, *V. rotundifolia*. *V. silvestris*, *V. thomsonii*, *V. thunbergii* и *V. vinifera*) прямой. Для семян видов *Ampelopsis* (*A. aconitifolia* (табл. I, *4*), *A. aegirophylla*, *A. brevipedunculata*, *A. cordata*, *A. heterophylla*, *A. megalophylla*, *A. serianiifolia* и *A. watsoniana*) характерен вентрально загнутый фуникулус. У *V. rubra* фуникулус слабо выражен, семена округлые и достигают 6 мм в диам. Семена *A. bodinieri* также выглядят почти округлыми, их фуникулус смещен на вентральную сторону.

Все исследованные современные виды (*Vitis amurensis* (табл. I, *1*), *V. japonica*, *V. rotundifolia*, *V. silvestris*, *V. thomsonii* и *V. vinifera*) характеризуются мезохалазой (терминология по Шамрову, 2008), располагающейся на дорсальной стороне семени в продольном углублении, простирающемся вдоль медианной оси семени (дорсальный медианный желобок по Tiffney, 1979). Исключение составляют *V. labrusca*, *V. thunbergii*, которые характеризуются перихалазой. Изученные виды *Ampelopsis* (*A. aconitifolia*, *A. aegirophylla*, *A. brevipedunculata*, *A. cordata*, *A. fargesii*, *A. heterophylla*, *A. megalophylla*, *A. serianiifolia* и *A. watsoniana*) не имеют желобка и характеризуются перихалазой (табл. I, *3*). Однако у *A. japonica*, вероятно, имеется мезохалаза, поскольку у него отмечается наличие дорсального медианного желобка.

На вентральной стороне у всех современных исследованных видов имеются инвагинации, представляющие собой впячивания семенной кожуры в эндосперм, так называемые руминационные пластины. У *V. amurensis* (табл. I, *2*), *V. labrusca*, *V. rotundifolia*, *V. silvestris*, *V. thunbergii* и *V. vinifera* вентральные впячивания расположены параллельно рафе. Под углом к рафе они расположены у семян *A. aconitifolia* (табл. I, *4*), *A. aegirophylla*, *A. brevipedunculata*, *A. cordata*, *A. heterophylla*, *A. megalophylla*. У *A. hederaceae* наблюдаются узкие щелевидные инвагинации, простирающиеся по всей длине семени от верхушки до основания и также располагающиеся под углом к рафе. Почти округлые и находящиеся на верхушке вентральные впячивания встречаются у *A. bodinieri*.

Олигоценовые семена *Vitis tomskiana* имеют мезохалазу, прямой фуникулус и параллельно ориентированные вентральные впячивания. Эти признаки характерны также для современных видов *Vitis*. У миоценовых видов *Ampelopsis macrosperma*, *Ampelopsis tertiaria*, *Ampelopsis* sp. и олигоценовых видов *Ampelopsis rotundatoides* семена имеют перихалазу и не имеют выраженного медианного желобка (табл. II, *1*, *2*), что характерно для современных видов *Ampelopsis*. В приведенных выше примерах родовые признаки *Vitis* и *Ampelopsis* ископаемых видов совпадают с установленными для современных видов и соответствуют авторским определениям П. И. Дорофеева (1952, 1956). Изученные образцы позднемиоценовых семян *Vitaceae* из Ростовской обл. (*Vitaceae* genus et sp. indet. 2; табл. I, *5*, *6*) и раннемиоценовые семена из Томской обл. (*Vitaceae* genus et sp. indet. 1) характеризуются наличием мезохалазы и медианным желобком. Упомянутые признаки характерны для современных видов *Vitis*, что дает основание для сближения ископаемых образцов с данным родом.

Современные и ископаемые виды исследованы и анатомически. Семена современных представителей *Vitis* и *Ampelopsis* двупокровные (Corner, 1976). У зрелых семян имеются все три слоя тесты (см. рисунок). Экзотеста представлена тангентально вытянутыми клетками, размеры которых варьируют у разных видов (см. таблицу).



Общий план строения семенной кожуры представителей *Vitis* и *Ampelopsis*.

а — наружная клеточная стенка экзотесты с утолщенной наружной стенкой, *б* — полость клетки экзотесты, *в* — лизигенная полость в мезотесте с рафидами, *г* — клетки мезотесты, *д* — каменистые клетки эндотесты, *е* — поры, *ж* — кристаллы, *з* — клетки экзотегмена, *и* — мезотегмен, *к* — эндотегмен, *л* — остатки нуцеллуса, *м* — эндосперм.

Основные диагностические признаки строения семенной кожуры видов *Vitis* и *Ampelopsis*

Виды	Признаки строения семенной кожуры							
	лизигенные полости с рафидами в мезотесте	танины в клетках мезотесты	кристаллы в клетках эндотесты	число рядов клеток в мезотесте	размер клеток мезотесты, мкм	число рядов клеток в эндотесте	размер клеток экзотегмена, мкм	размер клеток эндотегмена, мкм
	1	2	3	4	5	6	7	8
Современные виды *Ampelopsis*								
Amplelopsis aconitifolia Bunge	+	+	+	6—9	17.5 × 5	3—4	7.5 × 3.75	17.5—5
A. serianiifolia Bunge	+	+	+	2—4	92.5 × 5	3	5 × 3.75	19.2—1.6
A. aegirophylla (Bunge) Planch.	+	—	+	6—9	62.5 × 15	3—4	7.5 × 3.75	25—7.5
A. brevipedunculata (Maxim.) Trautv.	—	+	—	2—4	7.5 × 2.5	3—4	12.5 × 5	17.5—10
A. watsoniana Wilts	—	+	—	2—4	10 × 5	2	7.5 × 3.75	23—5
A. cordata Michx.	—	+	+	2—4	—	3—4	10 × 5	27.5—7.5
A. fargesii Gagnep.	—	+	+	5—6	35 × 15	3—4	7.5 × 2.5	12.5—5
A. heterophylla Siebold et Zucc.	—	+	+	2—4	7.5 × 2.5	6—7	37.5 × 5	17.5—5
A. megalophylla Diels et Gilg	—	+	+	2—4	5 × 2.5	3	7.5 × 3.75	25—12.5
Современные виды *Vitis*								
Vitis thunbergii Siebold et Zucc.	+	+	+		20 × 5	4	10 × 2.5	10—3.75
V. vinifera L.	+	+	+	6—9	37.5 × 12.5	4	20 × 5	8—6.4
V. japonica Thunb.	+	+	+	5—6	10 × 1.75	3—4	20 × 5	12.5—7.5
V. silvestris Gmel.	+	+	—	5—6	67.5 × 20	6	17.5 × 6.25	12.5—7.5
V. amurensis Rupr.	—	+	—	2—4	12.5 × 5	6—7	12.5 × 5	15—10
V. rotundifolia Michx.	—	+	—	2—4	—	5—6	7.25 × 5	20—7.25
V. labrusca L.	—	+	+	2—4	20 × 5	5—6	5 × 5	—
V. thomsonii M. A. Lawson	—	+	+	2—4	12.5 × 5	5—6	5 × 3.75	20—5

Продолжение таблицы

Виды	Признаки строения семенной кожуры							
	лизигенные полости с рафидами в мезотесте	танины в клетках мезотесты	кристаллы в клетках эндотесты	число рядов клеток в мезотесте	размер клеток мезотесты, мкм	число рядов клеток в эндотесте	размер клеток экзотегмена, мкм	размер клеток эндотегмена, мкм
	1	2	3	4	5	6	7	8
Ископаемые виды								
Ampelopsis macrosperma P. Dorofeev	+	+	+	3—4	12.5 × 7.5	3—4	—	—
Ampelopsis rotundatoides P. Dorofeev	—	+	—	3—4	—	2	5 × 2.5	15—5
Ampelopsis sp. 1.	—	+	—		10.4 × 4.8	4—5	8 × 3	8—7.2
Ampelopsis tertiaria P. Dorofeev	+	+	—	3—4	—	2—3	—	
Vitis tomskiana P. Dorofeev	—	+	—	3—4	—	5—6	5 × 2.5	7.5—5
Vitaceae gen. indet. sp. 2	—	+	—	3—4	—	3—4	5 × 2.5	20—7.5
Vitaceae gen. indet. sp. 1	—	+	+	3—4	—	3—4	15 × 7.5	12.5—7.5

Примечание. «+» — наличие признака, «—» — редкая встречаемость или отсутствие (столбцы 1—3); данные отсутствуют (столбцы 5—8).

Клетки экзотесты характеризуются сильно утолщенной наружной клеточной стенкой, покрытой кутикулой, и полостью в виде щели (табл. I, *12*). Часто у исследованных современных видов экзотеста отслаивается (например, *A. brevipedunculata*, *A. aegirophylla*, *A. megalophylla*, *A. watsoniana*, *V. thunbergii*, *V. amurensis*, *V. japonica*, *V. labrusca*, *V. thomsonii*) и отсутствует на срезах, что мешает полноценному описанию семенной кожуры. У исследованных ископаемых видов экзотеста также не всегда присутствует. Однако у *A. macrosperma* и *A. tertiaria* экзотесту можно наблюдать при помощи ТЭМ.

Мезотеста у разных современных видов имеет свои особенности строения. У *A. aconitifolia* и *V. vinifera* мезотеста 6—9-рядная и состоит из тонкостенных сплющенных клеток, заполненных предположительно танинами (см. рисунок; табл. I, *11*, *13*). В мезотесте этих видов также имеются крупные полости, заполненные слизью и рафидами (Вышенская, 2000) (табл. I, *11*; II, *9*). Полости, вероятно, образованы лизигенно, так как в ТЭМ видны обрывки клеточных стенок клеток, образующих эту полость (табл. II, *6*). Мезотеста *A. aegirophylla* также многорядная с лизигенными вместилищами, характеризуется отсутствием танинов в клетках (табл. II, *1*). Немногорядная мезотеста наблюдается у *A. brevipedunculata*, *A. heterophylla*, *A. cordata*, *A. serianiifolia* и состоит в основном из 2—4 рядов сплющенных клеток, полость которых заполнена танинами, есть лизигенные вместилища (*A. serianiifolia*) (табл. II, *2*). Сходное с этим строение мезотесты имеют виды *A. megalophylla*, *A. watsoniana*, *V. amurensis*, *V. labrusca* и *V. thomsonii* (табл. I, *3*). Она состоит из 2—4 рядов некрупных и несплюснутых многоугольных клеток с танинами. У *A. fargesii* и *V. silvestris* мезотеста составлена довольно крупными клетками, расположенными в 5—6 рядов (табл. I, *4*), присутствуют лизигенные полости (*V. silvestris*). Мезотеста ископаемых видов *A. macrosperma* и *A. tertiaria* состоит из 3—4 рядов тонкостенных многоугольных клеток, заполненных электронно-плотным веществом, возможно танинами (табл. II, *5*). У этих видов также были обнаружены полости с рафидами. Ископаемые семена *V. rotundifolia*, *V. thomskiana*, *A.* sp., *Vitaceae* gen. et sp. indet. 1, *Vitaceae* gen. et sp. indet. 2 имеют аналогичную немногорядную мезотесту, но характеризуются отсутствием лизигенных полостей.

Эндотеста у современных видов представлена каменистыми клетками с лигнифицированными клеточными стенками, пронизанными многочисленными порами. Клетки вытянуты в радиальном направлении и имеют форму от прямоугольных до веретеновидных. Часто встречаются кристаллы, занимающие почти всю полость клетки. У видов *A. aconitifolia*, *A. heterophylla*, *A. aegirophylla*, *A. megalophylla*, *A. fargesii* и *V. vinifera* кристаллы расположены в верхнем ряде клеток на границе с мезотестой. У *V. thomsonii* и *V. amurensis* кристаллы в эндотесте редки или отсутствуют. Эндотеста всегда хорошо сохраняется у ископаемых семян. Ископаемые виды *V. thomskiana*, *A.* sp., *Vitaceae* gen. et sp. indet. 2 имеют сходное с современным видом *V. amurensis* строение эндотесты.

У ныне живущих видов *Vitis* и *Ampelopsis* обнаруживаются все три области тегмена. Экзотегмен представлен одним рядом трахеид со спиральными утолщениями (табл. II, *7*). Мезотегмен обычно состоит из 1—3 рядов тонкостенных вытянутых в тангентальном направлении клеток (табл. II, *10*). У *V. labrusca* он представлен одним или несколькими рядами облитерированных клеток. Ископаемые виды характеризуются нетипичным строением мезотегмена. У *A. tertiaria*, *Ampelopsis* sp., *V. thomskiana*, *Vitaceae* gen. et sp. indet. 1, *Vitaceae* gen. et sp. indet. 2 он однорядный и составлен некрупными клетками, полость которых заполнена электронно-плотным веществом, возможно танинами (табл. II, *12*). У *A. macrosperma* мезотегмен состоит из 4—5 рядов тонкостенных, вытянутых в тангентальном направлении прямоугольных клеток. По строению мезотегмена этот вид близок к современным видам, за исключением того, что клетки не образуют ровных рядов, а располагаются хаотично (табл. II, *11*). Эндотегмен у современных и ископаемых видов имеет однотипное строение. У изученных видов он состоит из одного ряда тонкостенных тангентальновытянутых прямоугольных клеток (табл. II, *8*). Антиклинальные стенки их неравномерно утолщены, а полость заполнена пигментом. Виды различаются размером клеток эндотегмена (см. таблицу). У всех исследованных современных и некоторых ископаемых (*A. macrosperma*, *A. tertiaria*) видов к эндотегмену плотно примыкает кутикула, находящаяся на остатках нуцеллуса (табл. II, *8*), за которыми следует эндосперм.

Обсуждение результатов

Изучение морфологии семян у современных представителей родов *Vitis* и *Ampelopsis* позволило выявить ряд диагностических признаков, по которым можно различать представителей этих родов. Как выяснилось, наиболее значимым для родовой диагностики являются признаки строения халазы. Семена современных *Vitis* и *Ampelopsis* являются не анатропными, а геми-кампилотропными (по терминологии Шамрова, 2008). В ходе развития образуются две руминационные пластины на вентральной стороне, и эндосперм принимает Т-образную форму на поперечном срезе. Семена изученных современных видов *Vitis* в основном имеют мезохалазу. В результате ее образования руминационные пластины развиты слабее. На дорсальной стороне этих семян образуется медианный желобок, в середине которого располагается халаза. У *V. rotundifolia* отмечается радиальная складчатость поверхности в области халазы, что указывает на возможность перехода к образованию более продвинутого типа халазы — пахихалазы (устн. сообщ. И. И. Шамрова). Семена современных представителей *Ampelopsis* характеризуются перихалазой. В отличие от *Vitis* их семена не имеют медианного желобка. В результате образования перихалазы руминации развиты сильнее. Вместо желобка развивается перихалазальная ткань, которая морфологически выражена в виде медианного гребня или жгута (терминология по Periasamy, 1962). Поверхность семян при этом почти всегда гладкая, без борозд и желобков. У *A. aegirophylla*, например, перихалаза простирается на вентральную сторону практически до микропиле (табл. I, *3*, *4*).

Современные виды обоих родов различаются также расположением вентральных впячиваний (инвагинаций) относительно рафе. Для всех изученных видов *Ampelopsis*, как и некоторых видов *Vitis*, характерно расположение вентральных впячиваний под углом (не параллельно) к рафе. У большинства видов *Vitis* в основном отмечается параллельное рафе расположение впячиваний. По размеру и положению вентральных впячиваний выделяется *A. hederaceae*. Он имеет узкие щелевидные инвагинации, простирающиеся до фуникулуса семени. По этим показателям он сходен с представителями *Parthenocissus* Planch. Согласно нашим наблюдениям, положение фуникулуса в большинстве случаев также можно использовать для комплексной диагностики родов *Vitis* и *Ampelopsis*. Для видов *Vitis* характерен прямой фуникулус, а у семян рассмотренных видов *Ampelopsis* он вентрально загнутый.

Морфологические различия между представителями современных родов, выявленные в ходе исследования, наблюдаются и у ископаемых семян, отнесенных к родам *Vitis* и *Ampelopsis*. На основании полученных данных были пересмотрены ранее опубликованные диагнозы (Дорофеев, 1952, 1957) изученных нами ископаемых видов. Почти все изученные ископаемые семена *Vitaceae* (с территории Западной Сибири и европейской части России) были отнесены П. И. Дорофеевым (1952, 1956) к видам названных родов. Установленные нами критерии диагностики *Vitis* и *Ampelopsis* соответствуют его авторским определениям. В связи с этим можно предположить, что установленные признаки могут служить для диагностики ископаемых семян до рода.

При изучении анатомии семенной кожуры современных видов *Vitis* и *Ampelopsis* были выявлены основные признаки, встречающиеся как у видов *Vitis*, так и *Ampelopsis* (см. таблицу). К ним относятся: лизигенные полости в мезотесте, танины в клетках мезотесты, кристаллы в клетках эндотесты. По сочетанию наличия/отсутствия каждого из этих признаков виды обоих родов разделились на четыре группы (см. таблицу). Молекулярные данные показывают естественность и обособленность родов *Vitis* и *Ampelopsis* (Soejima, Wen, 2006). Род *Vitis*, несмотря на некоторые различия в строении семенной кожуры разных видов, согласно мнению A. Soejima и J. Wen (2006), имеет монофилетическое происхождение. Род *Ampelopsis*, по молекулярным данным, парафилетичен и разделяется на две группы видов с перистыми и простыми пальчатыми листьями. Например, *A. cordata* и *A. megalophylla*, сходные по анатомическим признакам семян (см. таблицу), по молекулярным данным расходятся по разным подгруппам.

Были проведены измерения клеток всех слоев семенной кожуры. Форма и размеры клеток разных слоев тесты и тегмена могут сильно меняться, так как семена исследуемых видов имеют сложную конфигурацию (табл. I, *1—10*). Наиболее стабильными являются размеры клеток эндотегмена, поэтому их размеры можно использовать как дополнительные диагностические признаки при характеристике видов.

Современными аналогами для ископаемого *A. tertiaria* из третичных отложений Западной Сибири, по мнению П. И. Дорофеева (1963), являются *A. fargesii* и *A. megalophylla* (восточноазиатские виды, произрастающие в сходных экологических условиях). Анатомически оба современных вида оказались довольно похожими между собой (см. таблицу) и различаются только размерами клеток эндотегмена. *A. tertiaria* отличается от этих видов наличием лизигенных полостей и почти отсутствием кристаллов в клетках эндотесты. На основании полученных анатомических данных эти виды, по нашему мнению, не могут являться аналогами *A. tertiaria*, поскольку имеют иное строение семенной кожуры.

Ископаемый вид *A. macrosperma* по сочетанию анатомических признаков сходен с современными *A. aconitifolia* и *A. serianiifolia* по наличию лизигенных полостей, 3—4-рядной эндотесты, небольшому количеству кристаллов в эндотесте. По размерам клеток мезотесты *A. macrosperma* приближается к *A. aconitifolia*. Однако ископаемый вид отличается от современных нетипично крупными семенами для рода *Ampelopsis*.

Ископаемые виды *V. rotundatoides* и *Ampelopsis* sp. 1 по анатомическим характеристикам сходны с *A. brevipedunculata* и *A. watsoniana*, однако они отличаются значительно меньшими размерами клеток эндотегмена (см. таблицу).

Ископаемые *V. tomskiana* и *Vitaceae* gen. indet. sp 2 (по морфологическим признакам отнесены к роду *Vitis*) сходны с современными *V. amurensis* и *V. rotundifolia*. Однако *V. tomskiana* имеет наименьшие размеры клеток эндотегмена среди изученных ископаемых видов, а *Vitaceae* gen. indet. sp 2 по размерам клеток тегмена сходен с *V. rotundifolia* (см. таблицу). *Vitaceae* gen. indet. sp. 1 (по морфологическим признакам отнесен к роду *Vitis*) по анатомии семенной кожуры сходен с *V. labrusca* и *V. thomsonii* (см. таблицу). Полученные данные могут служить основанием для отнесения *Vitaceae* gen. indet. sp. 1 и *Vitaceae* gen. indet. sp. 2 к роду *Vitis*.

Таким образом, используя признаки морфологии семян, можно с уверенностью разделять роды *Vitis* и *Ampelopsis*. Особенности строения семенной кожуры позволяют подтвердить принадлежность семян исследуемых ископаемых видов к данному семейству, а внутри рода определить принадлежность к той или другой анатомической группе и наиболее близкие современные аналоги.

Благодарности

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 06-04-49095 и 07-04-01091).

Авторы выражают искреннюю благодарность Л. Ю. Буданцеву, С. Г. Жилину и И. И. Шамрову за ценные критические замечания при написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вышенская Т. Д. Семейство *Vitaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 218—227.

Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. Л., 1952. С. 214—223.

Дорофеев П. И. О семенах рода *Ampelopsis* Michaux из третичных отложений территории СССР // Бот. журн. СССР. 1957. Т. 41. № 4. С. 643—648.

Дорофеев П. И. Об олигоценовой флоре с. Козюлино в устье р. Томи // Докл. АН СССР. 1959. Т. 127. № 5. С. 1103—1106.

Криштофович А. Н. Палеонтологическая история винограда // Бот. журн. СССР. 1938. Т. 23. № 5—6. С. 365—374.

Никитина В. П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. Новосибирск, 2006. 229 с.

Рухадзе Л. П. Сравнительно-морфологическое исследование семян некоторых ископаемых и современных европейских видов винограда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сухуми, 1968а. 17 с.

Рухадзе Л. П. Корреляционная структура признаков семян некоторых ископаемых и современных европейских видов винограда // Сообщ. АН ГрузССР. 1968б. Т. 1. № 3. С. 711—714.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868—1875.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М., 2008. 350 с.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Cevallos-Ferriz S. R. S., Stokey R. A. Permineralized fruits and seeds from The Princeton Chert (Middle Eocene) of British Columbia — *Vitaceae* // Canad. J. Bot. 1990. Vol. 68. N 2. P. 288—295.

Chen J., Manchester S. R. Seed morphology of modern and fossil *Ampelopcissus* (*Vitaceae*) and implications for phytogeography // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 9. P. 1534—1553.

Collinson M. E. Fossil plants of the London Clay. London, 1981. P. 98—99.

Corner E. J. H. The seeds of the Dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. P. 277—280.

Manchester S. R. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon // Palaeontographica Americana. 1994. N 58. P. 93—96.

Miki S. Seed remains of *Vitaceae* in Japan // J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. 1956. Ser. D. N 7. P. 247—271.

Periasamy K. Studies on seeds with ruminate endosperm. II Development of rumination in the *Vitaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. 1962. Vol. 56. Sect. B. N 1. P. 13—26.

Reid E. M., Chandler M. E. J. The London Clay Flora. London, 1933. P. 379—390.

Soejima A., Wen J. Phylogenetic analysis of the grape family (*Vitaceae*) based on there chloroplast markers // Amer. J. Bot. 2006. Vol. 93. N 2. P. 278—287.

Tiffney B. H. Nomenclatural revision: Brandon *Vitaceae* // Rev. Palaeobot. Palyn. 1979. Ser. 27. P. 91—93.

SUMMARY

The seeds of 17 extant and 7 extinct species of *Ampelopsis* Michx. and *Vitis* L. were studied to reveal additional diagnostic characteristics. The seeds of the most studied members of *Vitis* are characterized by mezochalaza located on the dorsal side, by ventral invaginations (ruminations) arranged parallel to raphe and by straight small funiculus. The seeds of *Ampelopsis* members have usually broadly oval perichalaza situated in median plane on dorsal side. The ventral invaginations are located on-the-mitre to raphe, and funiculus is ventral. Extinct seeds of *Vitis* and *Ampelopsis* also have all noted morphological features of the structure of extant analogues. By general plan of the structure of testa and tegmen of the studied genera, species are very similar to each other. However, it has been revealed that in some cases species differ by a number of anatomical characteristics: presence or absence of lysigenicous lacunas in mesotesta, of tanin in the cells of mesotesta, and also by the quantity of dice in endotesta cells. The results of the research allow to separate both extant and extinct seeds of the genera *Vitis* and *Ampelopsis* on the basis of morphological features. Characteristics of the seedcoat structure allow to confirm an ascription of fossil species seeds to the family *Vitaceae*, and to determine their extant analogues.

УДК 581.426.2 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© М. Ю. Пукинская

ФОРМИРОВАНИЕ ЕЛОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ НА СПЛОШНЫХ ВЫВАЛАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПРОБЛЕМА ЕСТЕСТВЕННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЕЛЬНИКОВ

M. Yu. PUKINSKAYA. SPRUCE STANDS FORMING IN STORM GAPS OF CENTRAL FOREST RESERVE AND PROBLEM OF SPRUCE FOREST NATURAL REGENERATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 06.06.2008
Окончательный вариант получен 25.05.2009

Проведено изучение зарастания «окон» разного размера в еловых лесах Центрально-Лесного заповедника. Установлены отличительные признаки древостоев, развивающихся на современных сплошных вывалах. Выявлены сплошные вывалы 90—140-летней давности в спелых ельниках Центрально-Лесного заповедника. Проанализированы результаты и перспективы развития древостоя на обнаруженных заросших вывалах. Определена минимальная периодичность сплошных вывалов в Центрально-Лесном заповеднике, при которой половина их площади может восстанавливаться елью без смены пород.

Ключевые слова: древостой, подрост, окно, сплошной вывал, ельники, естественное восстановление, Центрально-Лесной заповедник.

В последние 50 лет массовые вывалы ельников зарегистрированы в разных районах таежной зоны России, особенно в южной части (Скворцова и др., 1983; Васенев, Таргульян, 1995; Федорчук и др., 1998; Минаева, Шапошников 1999а; Сигбатуллин, Шлыкова, 2000). В связи с массовыми ветровалами в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛЗ), где южнотаежные ельники охраняются уже почти 80 лет, была поставлена цель выяснить, являются ли сплошные ветровалы обычным или катастрофическим явлением, т. е. были ли они распространены в прошлом и каковы перспективы дальнейшего развития ельников заповедника.

В задачи проведенных исследований входило: изучение зарастания «окон» разного размера; установление отличительных признаков древостоев, развивающихся на современных сплошных вывалах и выявление сплошных вывалов прошлого в спелых ельниках ЦЛЗ, оценка результатов и перспектив динамики древостоя на обнаруженных заросших вывалах с точки зрения устойчивости развития ельников. Под устойчивым развитием автор понимает способность ельника к успешному росту деревьев, накоплению биомассы и самовозобновлению.

Материал и методика

Наличие и возраст вывалов прошлого можно определять по валежу (Стороженко, 1990), визуально по отличиям древостоя заросших окон от фоновых участков леса и по микрорельефу, в частности особенностям строения ветровальных бугров (Скворцова и др., 1983; Васенев, Таргульян, 1995). Первые 2 метода применимы лишь для вывалов моложе 100 лет, последний — для более старых. Однако неточность датировки старых почвенных бугров не позволяет отличить постепенное изреживание древостоя от единовременного массового вывала. В связи с этим в еловых лесах ЦЛЗ автором была проанализирована возможность выявления визуально неразличимых окон прошлого по характеристикам древостоя на основе изучения зарастания средних окон.

ЦЛЗ расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности, в верховьях притоков Волги и Западной Двины. Заповедник представляет собой слабо расчлененную и заболоченную водораздельную равнину (Минаева, Шапошников, 1999б). Общая площадь его составляет 24.5 тыс. га, около половины которой занимают ельники.

Для изучения зарастания окон в разных типах ельников ЦЛЗ было заложено 60 пробных площадей по 150—400 м^2 в период с 1999 по 2008 г. Пробные площади расположены в фоновых участках разных типов ельников (сомкнутостью 0.4—0.7), в средних окнах (площадью приблизительно 700—1500 м^2) и в больших окнах (сплошных вывалах площадью более 3000 м^2). На сплошных вывалах 1996 г. исследование проводилось на 9-й год после их образования, на вывалах 1987 г. — на 19-й.

На пробных площадях выполнялись стандартное геоботаническое описание, сплошной перечет деревьев, проводилось бурение сохранившихся взрослых деревьев; сделаны спилы модельных экземпляров елового подроста на валеже и в фоновых участках для определения возраста. Проводился подсчет и обмер особей подроста ели. Следуя принятому разделению (Анучин, 1952), к подросту были отнесены ели высотой менее половины I яруса древостоя (от 0.5 до 10—15 м). В I ярус древостоя входили деревья от 20 до 35 м выс. Возраст валежа определялся по методике В. Г. Стороженко (1990), а также данным А. В. Письмерова с соавт. (1988).

Для выявления сплошных вывалов прошлого в спелых древостоях заложены пробные площади (по 400 м^2) на участке, охватывающем около 10 км^2. На них проводилось бурение по несколько модельных елей I яруса и приспевающих елей, растущих в разных частях пробной площади.

Для выяснения параметров отпада были взяты керны свежевыпавших елей верхних ярусов (единичные вывалы) из разных частей заповедника и разных типов леса.

При сравнении накопленного диаметра елей I яруса на сплошных вывалах прошлого использовался диаметр на уровне груди в возрасте 90—110 лет, в том числе и у более старых елей, у которых он рассчитывался по керну.

При статистической обработке данных использовались коэффициент корреляции (r), ошибка средней арифметической ($m_{\bar{x}}$) и t-критерий Стьюдента. В работе использовался 5%-й уровень значимости достоверности различий (Плохинский, 1970). Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

Результаты и обсуждение

Как было показано ранее (Пукинская, 2006), при единичных вывалах елей верхнего яруса древостоя окна в пологе закрываются за счет бокового разрастания соседних деревьев либо путем замещения выпавшего дерева имеющимся вблизи него подростом. Разновозрастная структура древостоя при этом не нарушается. Также было выявлено (Пукинская, 2007), что средние окна (по размеру сопоставимые с высотой I яруса древостоя фоновых участков) образуются постепенно в результате поочередного выпадения соседних деревьев. Сгруппированные единичные вывалы разных лет создают суммарный эффект осветления, благоприятный для возобновления ели, но недостаточный для светолюбивых лиственных деревьев. Зарастание таких прогалин происходит без смены пород. Почти весь подрост ели в ЦЛЗ формируется на старом валеже. Молодое поколение ели заселяет прогалину по мере перегнивания валежа. В результате формирующийся в окне древостой состоит из елей, отличающихся по возрасту в пределах около 50 лет. Средние окна — основной источник подроста в еловых лесах.

Формирование древостоя на сплошных вывалах

В первое десятилетие со времени образования большие окна характеризуются ярко выраженной вертикальной расчлененностью (ярусностью). На 9-й год после сплошного вывала на месте ельников чернично-сфагнового, чернично-зеленомошного и кислично-чернично-зеленомошного более половины всей площади (ниже уровня валежа) занимают *Sphagnum girgensohnii*, *Equisetum sylvaticum*, *Oxalis acetosella*. Здесь же обычны всходы и молодой подрост *Betula pubescens*, *B. pendula* и *Populus tremula*. Остальную площадь (выворотни и стволы) занимают *Pleurozium schreberi*, *Dryopteris carthusiana*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus idaeus*, единично лесные виды и всходы березы. Лесные травы и кустарнички сильно сокращают свое обилие и сохраняются в основном вблизи куртин предварительного подроста ели. В зависимости от нарушенности напочвенного покрова и от обилия подлеска до урагана травяно-кустарничковая стадия открытых окон сменяется либо стадией подлеска, либо, минуя ее, подрост древесных пород выходит в верхний ярус.

Изменение микроклимата, в первую очередь осветление, приводит к обильному возобновлению быстрорастущих лиственных пород (березы, осины, липы), конкурировать с которыми способен только предварительный подрост ели. На 9-й год после вывала высота елового подроста составила 3—6 м. Скорость роста главной оси ели после осветления достигла в среднем 24—48 см в год в зависимости от высоты елочек. Мелколиственный подрост (семенного и вегетативного происхождения) к этому времени сравнялся по высоте с еловым, но скорости прироста главной оси стали сопоставимыми. В результате на исследованных пробных площадях, на месте чернично-сфагнового, чернично-зеленомошного и кислично-щитовникового ельников формируется смешанный березо-еловый древостой, а на участках с редким еловым подростом — березняк с елью.

В двух больших окнах неморальных ельников вывал древостоя происходил в несколько этапов. В окне с преобладанием валежа до 10 лет половину площади занимали пятна доминирования *Rubus idaeus* и *Chamerion angustifolium* (55 и 25 % проективного покрытия (ПП)), остальную площадь — сомкнутый ярус подлеска из клена (65 % ПП), лещины (35 %) и рябины (15 %). Подрост ели (около 1.5—1.8 тыс. экз./га), с текущими полуметровыми приростами, сохранившийся в куртинах подлеска, достигал 5—7 м выс. В более старовозрастном окне в напочвенном покрове преобладали *Athyrium filix-femina* (20 %), *Oxalis acetosella* (10 %) и *Phegopteris connectilis* (5 %). Сомкнутый верхний ярус до 15 м выс. здесь образован преимущественно липой, с примесью рябины, клена. Количество елового подроста (1.5—14 м выс.) составляло 2.6 тыс. экз./га. В обоих окнах формируется липняк с елью.

Вывалы 1987 г. в северном лесничестве ЦЛЗ, осмотренные через 19 лет, можно рассматривать как следующую стадию зарастания больших окон. Развитие древостоя в таких окнах происходит по трем основным направлениям. Около половины площади вывалов занимают участки, на которых ельник формируется без смены пород. Сейчас это зеленомошные и мертвопокровные ельники. Так же, как и в больших окнах 1996 г. вывала, древостой здесь представлен елью предварительной генерации с примесью березы последующей. Многочисленный еловый подрост (2600—4800 экз./га только перспективного, выше 5 м) образует сомкнутый верхний полог, определяющий состояние нижних ярусов. В живом напочвенном покрове преобладают мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendes*), ПП трав незначительно, подлесок слабо выражен. Загущенный подрост находится на этапе интенсивной дифференциации: наиболее слабые экземпляры отмирают, а наиболее успешные уже выходят на уровень древесного яруса.

Часть площади вывала ельника кислично-щитовникового (1987 г.) занимают формирующиеся березняки. На заложенных здесь пробных площадях ель старше березы в среднем на 15 лет, т. е. представлена в основном предварительной генерацией, а береза возраста вывала и моложе. Однако, несмотря на высокую численность предварительного подроста ели, численность березы на 20 % выше, что и позволяет говорить о смене. Это связано с неравномерностью размещения подроста ели по площади. Примечательно, что на обследованном участке березняка численность выпавшего древостоя ели была высокой — 2000 экз./га, т. е. он еще не был изреженным. Предварительное возобновление ели было многочисленным, но мелким, высотой до 0.6 м. В результате после вывала обильно поселившаяся береза во многих местах обогнала ель по высоте. В загущенных куртинах обостряется конкуренция и наблюдается большая дифференциация подроста ели по высоте (1—13 м) и жизненности, в то время как свободное от ели место заселяет береза. Высота полога березы и ели на таких участках сходна, хотя ель несколько ниже.

Значительную часть площади вывала 1987 г. в северном лесничестве занимают осинники. Они сформировались на месте кислично-неморальных ельников. Действительный возраст осины и ели здесь одинаковый и равен возрасту вывала (ель выросла на старом валеже). В таком случае ель не способна конкурировать с осиной, обладающей гораздо большей энергией роста. По данным Н. И. Казимирова (1959), на вырубках конкурировать с осиной способен только подрост ели высотой не менее 1.5 м (к началу возобновления осины). Через 19 лет после вывала высота осины на пробных площадях на 5—15 м превосходила высоту самых рослых елочек, образуя над ними сомкнутый полог. Высокая численность осины угнетает ель. Количество перспективного подроста ели в осинниках составило 20—30 % от его общей численности, в то время как в чистом ельнике и березняке — 35—90 %. Однако, благодаря неравномерности распределения осины, отдельные ели и здесь развиваются с хорошими приростами.

В случае единовременного сплошного вывала в неморальных ельниках, где численность перспективного елового подроста минимальна и обычно обилен подлесок из липы и других широколиственных пород, формируется липняк с примесью клена, вяза, ели, а последующий подрост ели на валеже переходит в сенильную стадию

ТАБЛИЦА 1

Количество подроста ели (экз./га) в разных типах елового леса

	Тип ельника				
	чернично-сфагновый	чернично-зеленомошный	кислично-черничноно-щитовниковый	кислично-крупнопапоротниковый	неморальный
Полог	1725—2725 2094 (n = 4)	250—2575 1413 (n = 2)	575—4100 2312 (n = 10)	175—2125 925 (n = 8)	825
Окно	3300—6500 4400 (n = 3)	1500—7300 4000 (n = 4)		400—3700 1775 (n = 12)	400—2600 1600 (n = 4)
Сплошной вывал 1996 г.	4500—4900 4700 (n = 2)	4500—7200 5600 (n = 3)		2200	2600

Примечание. Вверху графы минимальное и максимальное значения, внизу — средняя численность; n — количество пробных площадей.

«торчка» высотой 1—3 м, с приростами до 5 см в год. На таких участках возраст верхнего яруса липы составил 50—55 лет, а подроста ели (торчков) — 30—40 лет.

Численность возобновления ели в разных типах елового леса представлена в табл. 1. Сопоставляя эти данные, можно отметить двукратное увеличение численности елового подроста в средних окнах по сравнению с древостоями небольшой сомкнутости.

На сплошных вывалах 1996 г. чернично-сфагновых и зеленомошных ельников численность подроста ели в среднем около 5000 экз./га. Судя по количеству погибших экземпляров подроста на выбранных участках доветровальная плотность подроста была близка к максимальным значениям в обследованных средних окнах и составляла 6000—8000 экз./га. В больших окнах 1987 г., через 19 лет после вывала древостоя, численность предварительного подроста ели составляла 1200—6600 экз./га.

На пробных площадях формирование ельника без смены отмечено при численности предварительного подроста ели 4500 экз./га и более. Это показывает, что для сохранения доминирования ели при зарастании сплошных вывалов необходима предшествующая стадия средних окон.

При недостаточной численности предварительного подроста ели на вывалах формируются короткопроизводные березовые и осиновые леса с участием ели, и только липа, вероятно, сменяет ель надолго. Сейчас в ЦЛЗ липняки представлены в небольшом количестве в наиболее богатых местообитаниях. В целом через 15—20 лет сплошной вывал представляет собой мозаику участков молодняков площадью от 0.2 до 2—3 га и более, различающихся высотой, составом и соотношением пород.

Отличительные признаки еловых древостоев, выросших на сплошных вывалах

Особенности зарастания больших окон определяют своеобразие возрастной структуры формирующихся еловых древостоев. Характерное явление на сплошных вывалах — это «унификация возраста» ели предварительной генерации, измеренного на уровне груди (Пукинская, 2007). Исследование модельных экземпляров подроста показало, что действительный возраст (на уровне корневой шейки) у подроста ели отличается в пределах 50 лет, в то время как на уровне груди возрастная разница не превышает 10 (максимум 15) лет. Приобретенное единообразие возраста, измеренного на уровне груди, определяют:

— отбор по высоте на выживаемость во время и сразу после вывала, в результате которого остается возобновление преимущественно от 0.4 до 1.5 м;

— период медленного роста елового подроста значительно сокращается в результате осветления, и мелкие особи достигают уровня груди значительно быстрее, чем выросшие под пологом леса;

— елочки меньшего размера быстро адаптируются к новым условиям (Извеков, 1962; данные автора) и ускоряют рост сразу после вывала в то время как более крупные экземпляры адаптируются труднее и несколько лет «сидят».

Как показал осмотр ураганных вывалов 1987 и 1996 гг., такая унификация возраста на высоте 1.3 м выражена повсеместно и является характерной чертой сплошных вывалов (по крайней мере на участках, зарастающих без смены пород).

Пополнение древостоя новыми поколениями ели в первые десятилетия после вывала происходит крайне слабо из-за медленного перегнивания зависшего валежа. Он становится пригодным для поселения всходов ели примерно через 20 лет. Однако к этому времени всходы оказываются под пологом ели предварительного возобновления или лиственных пород последующего. В таких условиях всходы ели отличаются медленным и слабым развитием. Отсутствие всходов ели на участках мертвопокровных ельников на месте вывалов 1987 г. показывает, что разница в возрасте, измеренная на уровне груди, между поколением ели предварительной генерации и последующей составит не менее 50 лет.

Как показали обмеры подроста в ЦЛЗ, скорости роста ели в ряду лесорастительных условий фон—окно—сплошной вывал отличаются значительно. Например, в диапазоне от 2 до 4 м приросты главной оси в высоту составляют в фоновых участках 3—14 см/год, в окнах — 14—40, на сплошных вывалах — 39—53 см/год. При этом скорости роста главной оси в высоту и по радиусу у ели в ЦЛЗ тесно коррелируют ($r = 0.94$; $n = 302$). Сравнительный анализ развития подроста ели (сопоставлялись в основном приросты в высоту и по радиусу на разных уровнях) показал, что наиболее четкий и удобный в применении индикатор лесорастительных условий — радиальный прирост в первое десятилетие по достижении елью высоты уровня груди (10 центральных годичных колец на высоте 1.3 м). Эти данные представлены в табл. 2, 3.

Как видно из приведенных данных (табл. 2), на уровне пня ширина годичных колец у подроста в разных местообитаниях по абсолютной величине отличается слабо. Несколько быстрее ствол растет в толщину лишь у подроста на вывалах. Величина приростов молодых елей на вывалах уже на этой высоте достоверно отличается от приростов под материнским пологом (табл. 3, $t = 3.08^{x*}$). В дальнейшем в лесу узкие годичные кольца характерны для подроста и на уровне груди, в то время как в окнах и на вывалах они увеличиваются в 2—3 раза. В результате разница в толщине годичных колец в лесу и на вывалах увеличивается от 0.5 на уровне пня до 2.8 мм на уровне груди. Как видно из табл. 3, по t-критерию различия средней ширины годичных колец на уровне груди достоверны между всеми тремя вариантами лесорастительных условий.

Отдельные деревья и вне сплошных вывалов могут достигать больших приростов. Это согласуется с данными В. Г. Карпова (1969) о том, что в лесу в силу неравномерного распределения деревьев до 25 % подроста иногда оказывается в благоприятных для своего развития условиях. Мои наблюдения «замещающего» восста-

---

^{x*} — достоверно на 5%-м уровне значимости.

ТАБЛИЦА 2

Средний прирост подроста ели (2—5 м выс.) по радиусу (мм/год)

	Средний прирост подроста ели по радиусу за первые 10 лет, мм/год	
	на высоте пня (0.2 м)	на высоте груди (1.3 м)
Ельник (фон) сомкнутостью 0.4—0.5	0.3—1.0 0.5 (n = 91; $m_{\bar{x}} = 0.02$)	0.2—1.1 0.6 (n = 22; $m_{\bar{x}} = 0.05$)
Окна	0.4—1.2 0.7 (n = 10; $m_{\bar{x}} = 0.10$)	1.0—2.7 1.6 (n = 20; $m_{\bar{x}} = 0.12$)
Сплошные вывалы	0.7—1.5 1.0 (n = 5; $m_{\bar{x}} = 0.16$)	1.4—4.9 3.4 (n = 31; $m_{\bar{x}} = 0.15$)

Примечание. Вверху графы — минимальное и максимальное значения, внизу — среднее значение прироста; n — количество деревьев, $m_{\bar{x}}$ — ошибка средней арифметической.

новления в приспевающих ельниках южной тайги (Пукинская, 2006) также объясняют такие случаи. Однако если в качестве пробы берется несколько деревьев на одной площадке (20 × 20 м), то величина их приростов соответствует общим условиям их произрастания. Это позволяет с большой вероятностью говорить о возможности идентификации по таким пробам лесорастительных условий в прошлом.

Таким образом, отличительными признаками еловых древостоев, выросших на сплошных вывалах, являются: одновозрастность на высоте груди старшего поколения; временной разрыв в 50 и более лет между генерациями ели предварительного возобновления и последующего; большие значения центральных приростов по радиусу на уровне груди ели старшего поколения; обычно значительная примесь лиственных пород.

Выявление вывалов прошлого в ельниках ЦЛЗ

По перечисленным выше признакам были проанализированы модельные ели на 13 участках спелых древостоев. Радиальные приросты в первое десятилетие ускоренного роста и возраст модельных елей представлены в табл. 4.

Из 13 проб на 4 имеются явные признаки древостоя, сформировавшегося на сплошных вывалах (пл. № 107, 63, 7—8, 9). На площадке № 107 взрослые деревья имели средний радиальный прирост в первые 10 лет на уровне груди более 3 мм/год; разница в возрасте старшего поколения у них всего 6 лет; возрастной ин-

ТАБЛИЦА 3

Сравнение по *t*-критерию радиального прироста подроста ели в разных лесорастительных условиях

Сравниваемые пары	*t*-критерий	
	на высоте пня (0.2 м)	на высоте груди (1.3 м)
Окно—фон	1.91	7.56^{x}
Окно—сплошной вывал	1.56	9.42^{x}
Сплошной вывал—фон	3.08^{x}	18.09^{x}

ТАБЛИЦА 4

Средний радиальный прирост за первое десятилетие на уровне груди (мм/год) модельных елей на пробных площадях

Тип ельника	№ площадки	n	Возраст по керну (лет)	Средний радиальный прирост (мм/год)	$m_{\bar{x}}$
Неморальный	106	4	107—129	1.9	0.37
		1	70	1.5	
»	107	3	92—98	3.1	0.69
		4	16—33	1.1	0.31
Кислично-щитовниковый	63	3	120—135	3.0	0.88
		6	33—56	1.3	0.10
То же	64—65	4	139—162	1.9	0.47
		7	35—54	2.1	0.23
» »	68—71	6	121—171	0.9	0.34
		10	50—72	1.6	0.29
Чернично-кислично-щитовниковый	66	3	92—143	1.4	0.50
		5	50—57	1.0	0.31
Чернично-сфагновый	2—5	3	210—250	0.6	0.13
		13	90—70	0.8	0.05
То же	6	5	121—141	1.4	0.25
» »	7—8	1	168	0.5	
		5	122—137	2.7	0.38
		8	38—52	1.3	0.15
» »	1	1	165	1.5	
		4	91—107	2.2	0.38
Чернично-зеленомошный	18	2	115—150	1.5	
		3	43—62	1.6	0.24
Черничный	17	1	192	2.2	
		4	98—116	2.0	0.31
»	9	1	120	1.6	
		3	97—106	4.6	0.99

Примечание. n — количество деревьев, $m_{\bar{x}}$ — ошибка средней арифметической.

тервал с последующим поколением 59 лет, причем это поколение характеризуется значительно меньшими начальными приростами на уровне груди. На площадке № 63 начальная скорость роста древостоя в среднем 3.0 мм/год. Возраст старших деревьев различается здесь на 15 лет; а интервал с последующим поколением — 64 года. На площадках № 7—8 5 из 6 модельных деревьев старшего возраста имели приросты в среднем около 3 мм/год и 15-летний возрастной диапазон; последующее поколение отличалось по возрасту на 70 лет. На площадке № 9 у 3 из 4 модельных деревьев имеют начальные приросты более 4 мм/год. Возраст их различается на 9 лет, а интервал со следующим поколением (подростом до 4 м высотой) составил 60 лет.

По t-критерию (табл. 5) начальные приросты деревьев на площадках № 107, 63, 7—8, 9 достоверно отличаются от фоновых участков древостоя. Приросты на 3 площадках (№ 107, 7—8 и 9) достоверно отличаются также от средних окон. Отличия от сплошных вывалов на всех 4 площадках недостоверны, а на 2 из них $t < 1$.

Таким образом, древостой на пробных площадках № 107, 63, 7—8, 9 сформировался на сплошных вывалах. Приблизительное время образования этих вывалов — 1870-е и 1900-е годы.

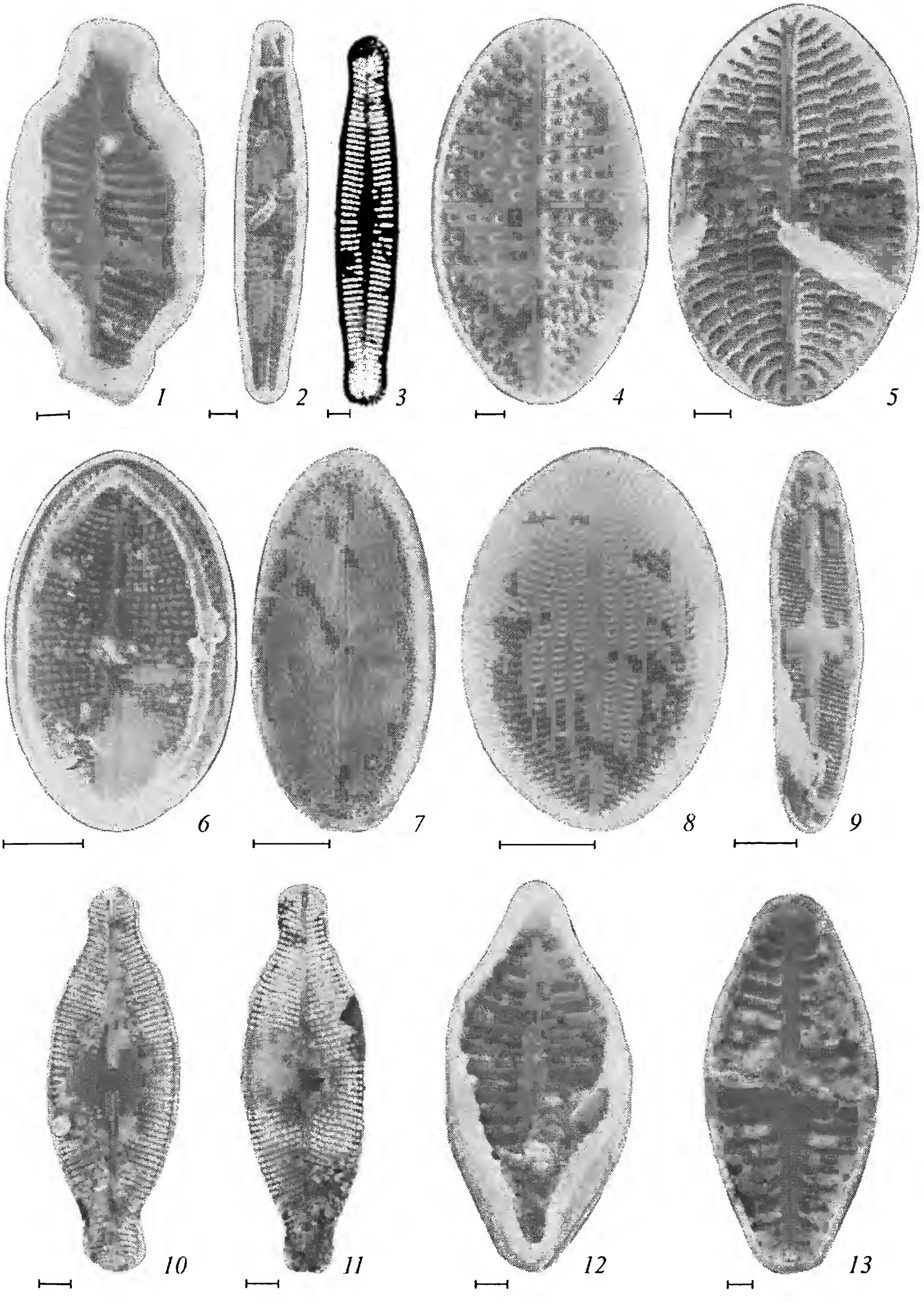


Таблица I. Створки представителей сем. *Achnanthaceae*.

1 — Achnanthes exigua; *2 — Achnanthidium affine*; *3 — A. minutissimum*; *4 — Cocconeis* cf. *neodiminuta*; *5 — C. neothumensis*; *6 — C. placentula* var. *placentula*; *7 — C. placentula* var. *euglypta*; *8 — C. placentula* var. *lineata*; *9 — Lemnicola hungarica*; *10*, *11 — Nupela impexiformis*; *12 — Planothidium delicatulum*; *13 — P. frequentissimum*. СЭМ: *1*, *2*, *4—9*, *12*, *13*. ТЭМ: *3*, *10*, *11*. Створка с внутренней поверхности: *1*, *4*, *5*, *8*, *9*, *13*. Створка с наружной поверхности: *6*, *7*, *12*. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4*, *5*, *10—13* — 1; *3*, *6—9* — 5.

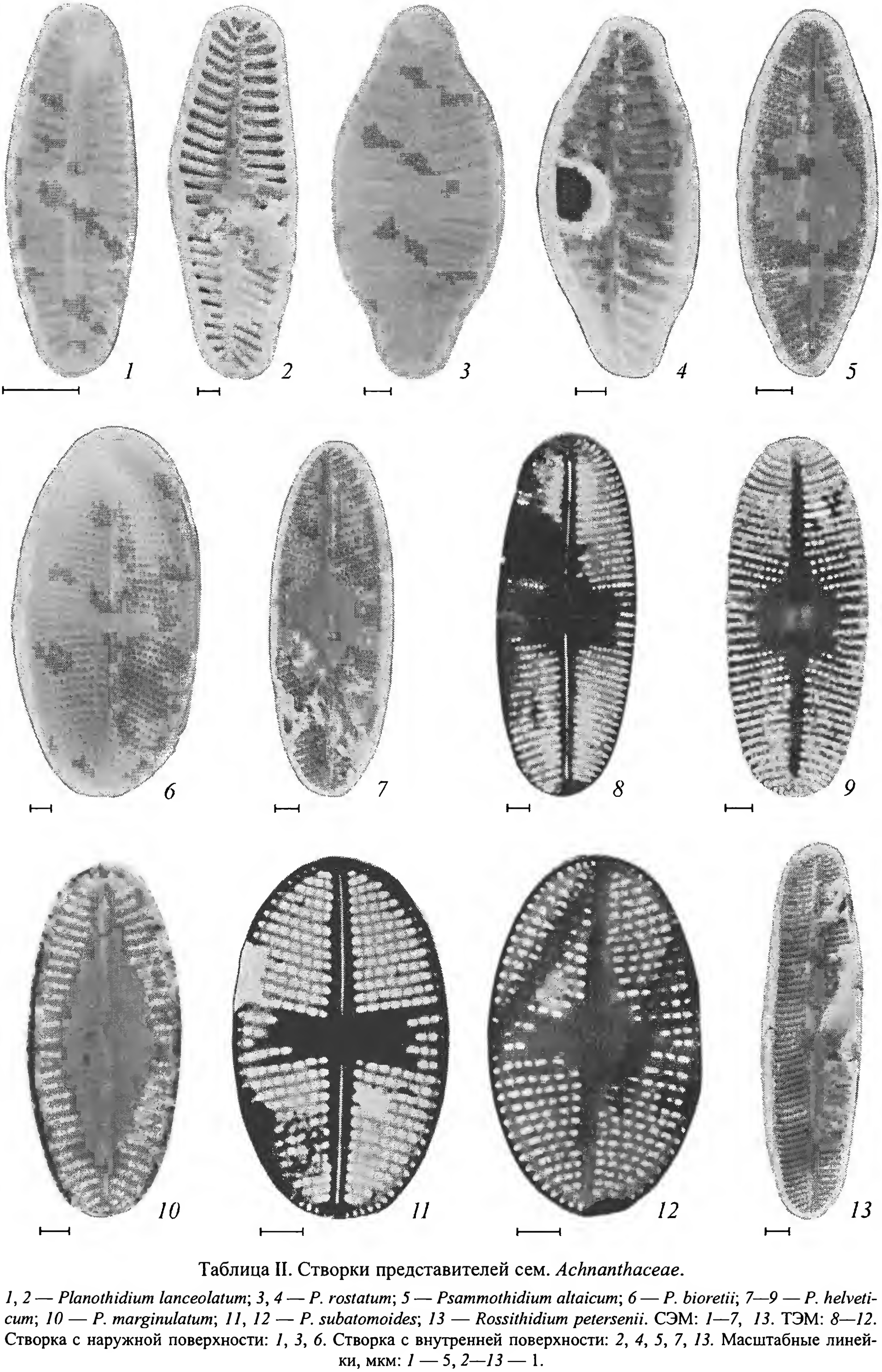


Таблица II. Створки представителей сем. *Achnanthaceae*.

1, 2 — Planothidium lanceolatum; *3, 4 — P. rostatum*; *5 — Psammothidium altaicum*; *6 — P. bioretii*; *7—9 — P. helveticum*; *10 — P. marginulatum*; *11, 12 — P. subatomoides*; *13 — Rossithidium petersenii*. СЭМ: *1—7*, *13*. ТЭМ: *8—12*. Створка с наружной поверхности: *1*, *3*, *6*. Створка с внутренней поверхности: *2*, *4*, *5*, *7*, *13*. Масштабные линейки, мкм: *1* — 5, *2—13* — 1.

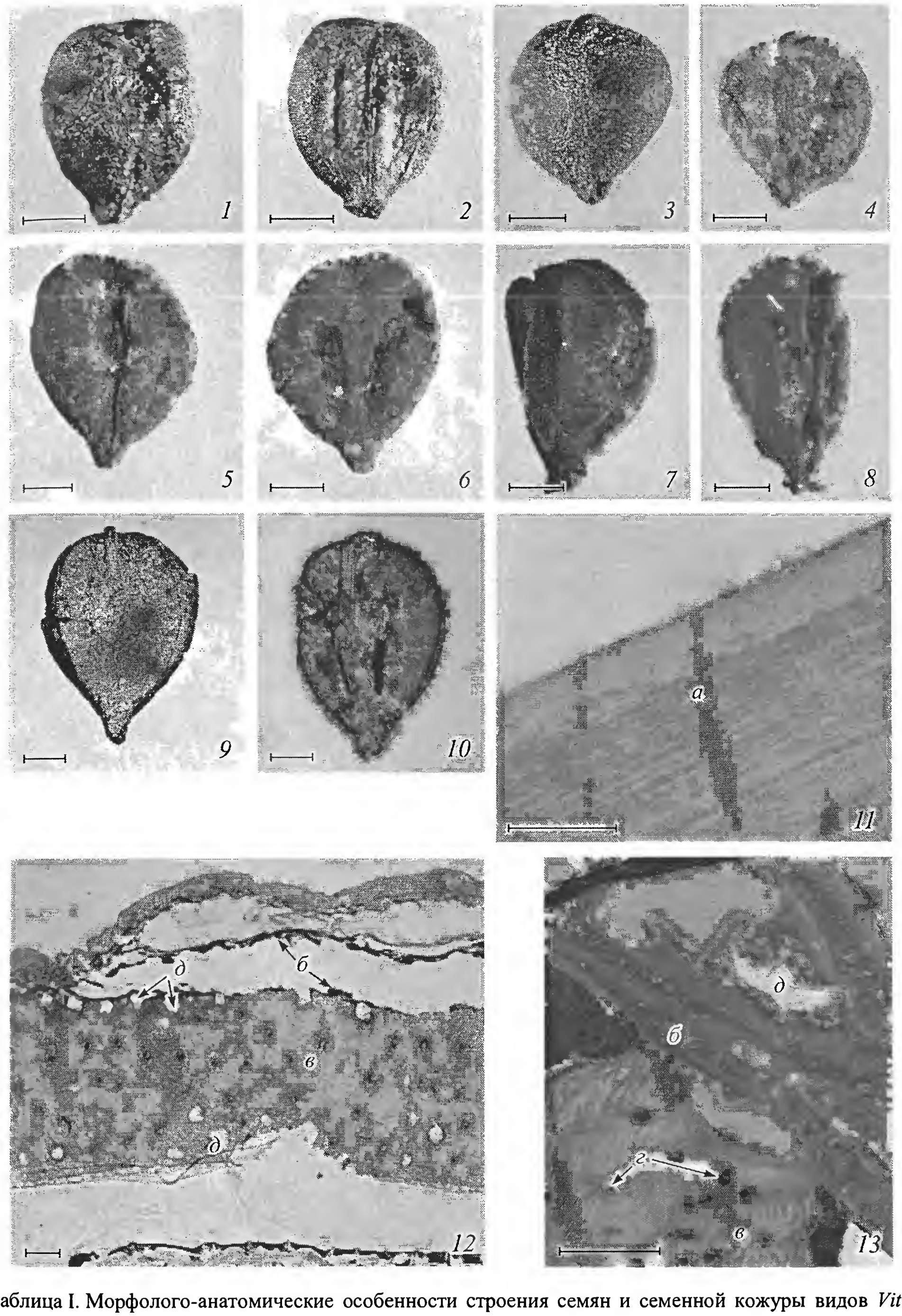


Таблица I. Морфолого-анатомические особенности строения семян и семенной кожуры видов *Vitis* и *Ampelopsis*.

Общий вид семян: *Vitis amurensis* (*1*, *2*), *Ampelopsis aconitifolia* (*3*, *4*), *Vitaceae* gen. et sp. indet. 1 (*5*, *6*), *Vitaceae* gen. et sp. indet. 2 (*7*, *8*), *A. macrosperma* (*9*, *10*). Дорсальная сторона (*1*, *3*, *5*, *7*, *9*). Вентральная сторона (*2*, *4*, *6*, *8*, *10*). Поперечный срез семенной кожуры: *A. aconitifolia*; общий вид (*11*), наружная стенка клетки экзотесты, покрытая кутикулой (*12*), облитерированные клетки мезотесты, примыкающие к эндотесте (*13*). *а* — наружная клеточная стенка экзотесты с утолщенной наружной стенкой, *б* — клетки мезотесты, *в* — каменистые клетки эндотесты, *г* — поры, *д* — кристаллы. Масштабные линейки: *1*—*10* — 10 мм, *11* — 10 мкм, *12* — 80 мкм, *13* — 20 мкм.

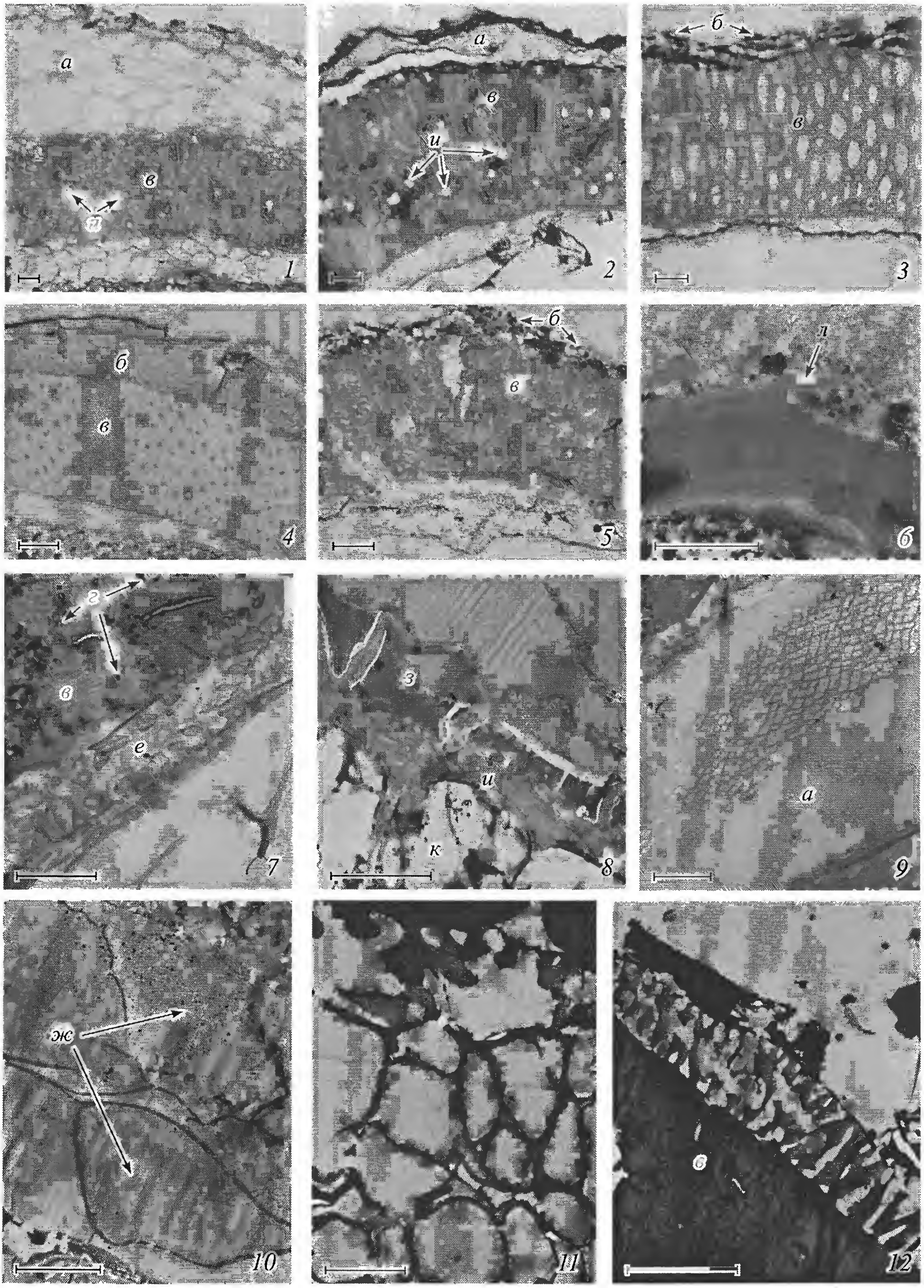


Таблица II. Ультраструктурные особенности строения семенной кожуры видов *Vitis* и *Ampelopsis*.

Поперечный срез семенной кожуры: *A. aegirophylla* (*1*), *A. serianiifolia* (*2*), *V. thomsonii* (*3*), *V. silvestris* (*4*), *A. macrosperma* (*5*), *A. aconitifolia*: фрагмент лизигенной полости (*6*), трахеиды (*7*), клетки эндотегмена (*8*), фрагмент лизигенной полости с рафидами (*9*), клетки мезотегмена (*10*), *A. macrosperma* клетки мезотегмена (*11*), *A. tertiaria*: клетки экзотегмена (*12*). *а* — лизигенная полость в мезотесте с рафидами, *б* — клетки мезотесты, *в* — каменистые клетки эндотесты, *г* — поры, *д* — кристаллы, *е* — клетки экзотегмена, *ж* — мезотегмена, *з* — эндотегмена, *и* — остатки нуцеллуса, *к* — эндосперм, *л* — обрывок клеточной стенки. Масштабные линейки, мкм: *1—5*, *9* — 60; *6*, *10*, *12* — 10; *7* — 40; *8*, *11* — 20.

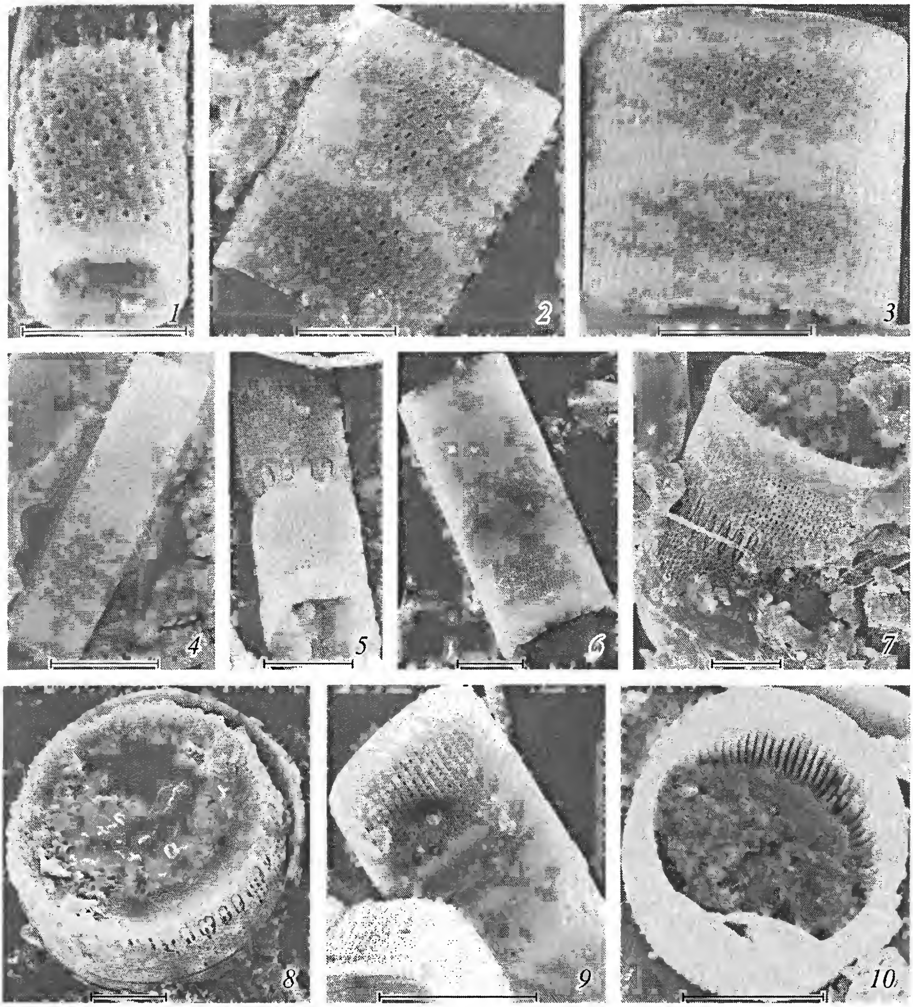


Таблица I. Виды *Aulacoseira* сфагнового болота Нур.

1—3 — *Aulacoseira alpigena*; *4* — *A. ambigua*; *5—8* — *A. italica*; *9*, *10* — *A. lacustris*. *1—9* — створка с наружной поверхности; *10* — створка с внутренней поверхности. (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 5; *3—10* — 10.

К с. 1701

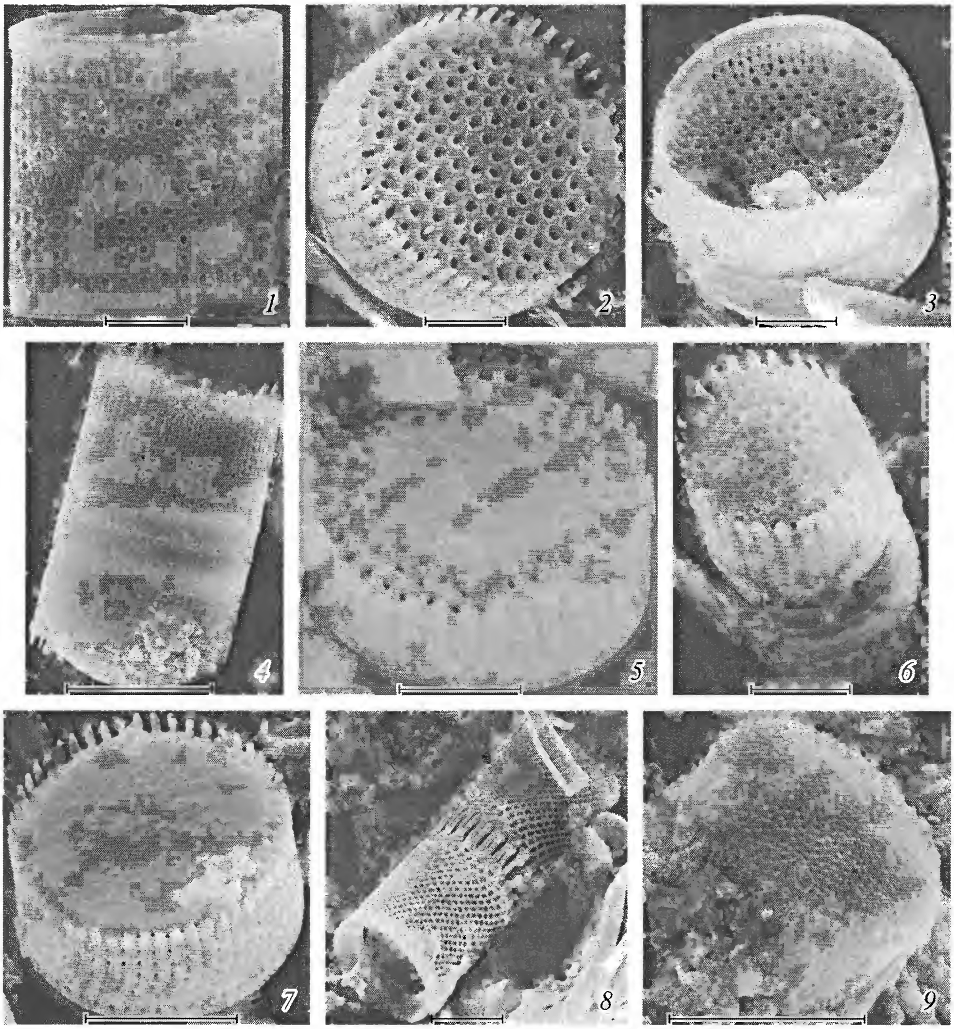


Таблица II. Виды *Aulacoseira* сфагнового болота Нур.

1 — *Aulacoseira lirata*; *2*, *3* — *A. nivalis*; *4* —*A. nivaloides*; *5* — *A. perglabra*; *6* — *A. pfaffiana*; *7* — *A. septentrionalis*; *8* — *A. valida*; *9* — *Aulacoseira* sp. 1. *1*, *2*, *4—9* — створки с наружной поверхности; *3* — створка с внутренней поверхности. (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *5*, *6* — 5; *1—4*, *7—9* — 10.

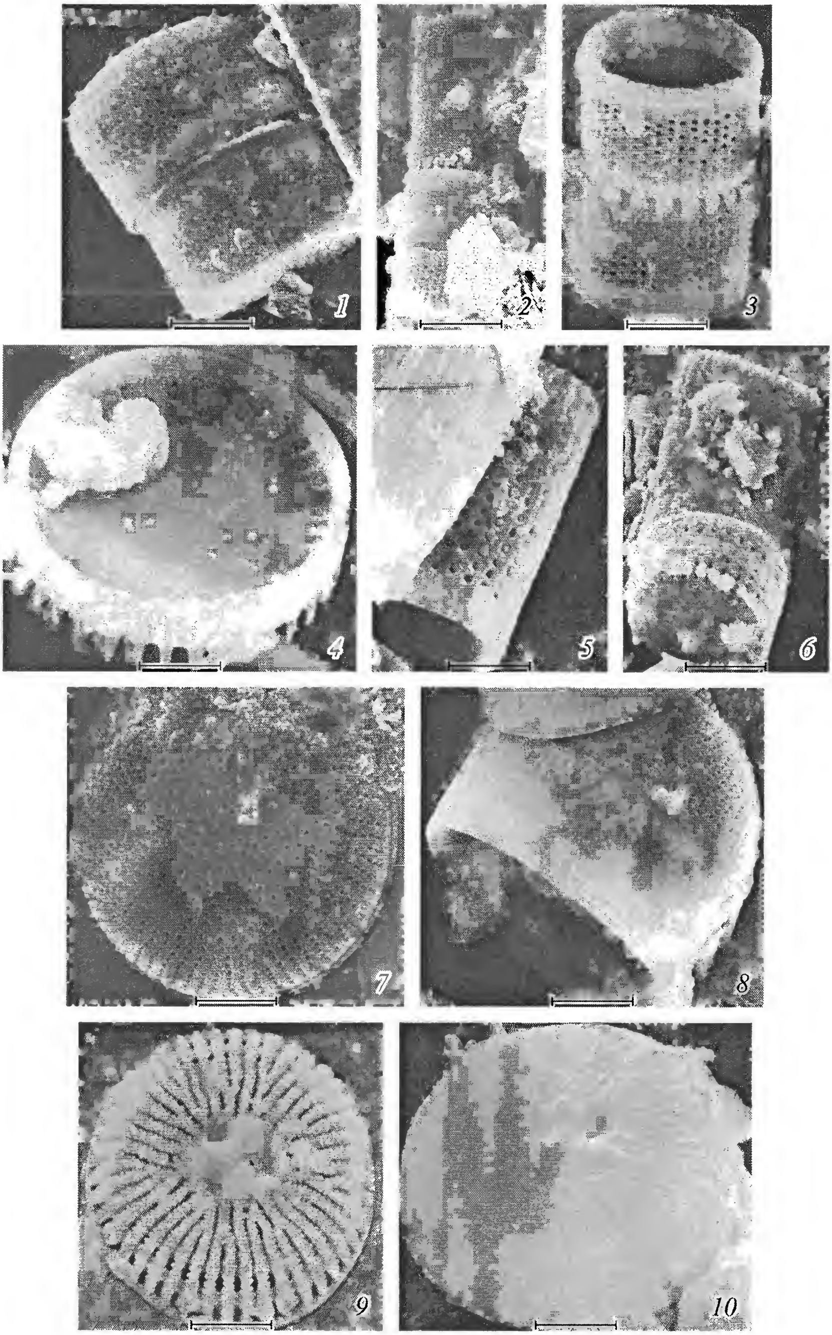


Таблица III. Виды *Aulacoseira* и *Cyclotella* сфагнового болота Нур.

1 — *Aulacoseira* sp. 2; *2* — *Aulacoseira* sp. 3; *3* — *Aulacoseira* sp. 4; *4* — *Aulacoseira* sp. 5; *5* — *Aulacoseira* sp. 6; *6* — *Aulacoseira* sp. 7; *7, 8* — инициальная створка *Aulacoseira* sp.; *9, 10* — *Cyclotella arctica*. *4* — створка с внутренней поверхности; *1—3, 5—10* — створки с наружной поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1, 3—5, 9, 10* — 5; *2, 6—8* — 10.

К с. 1702

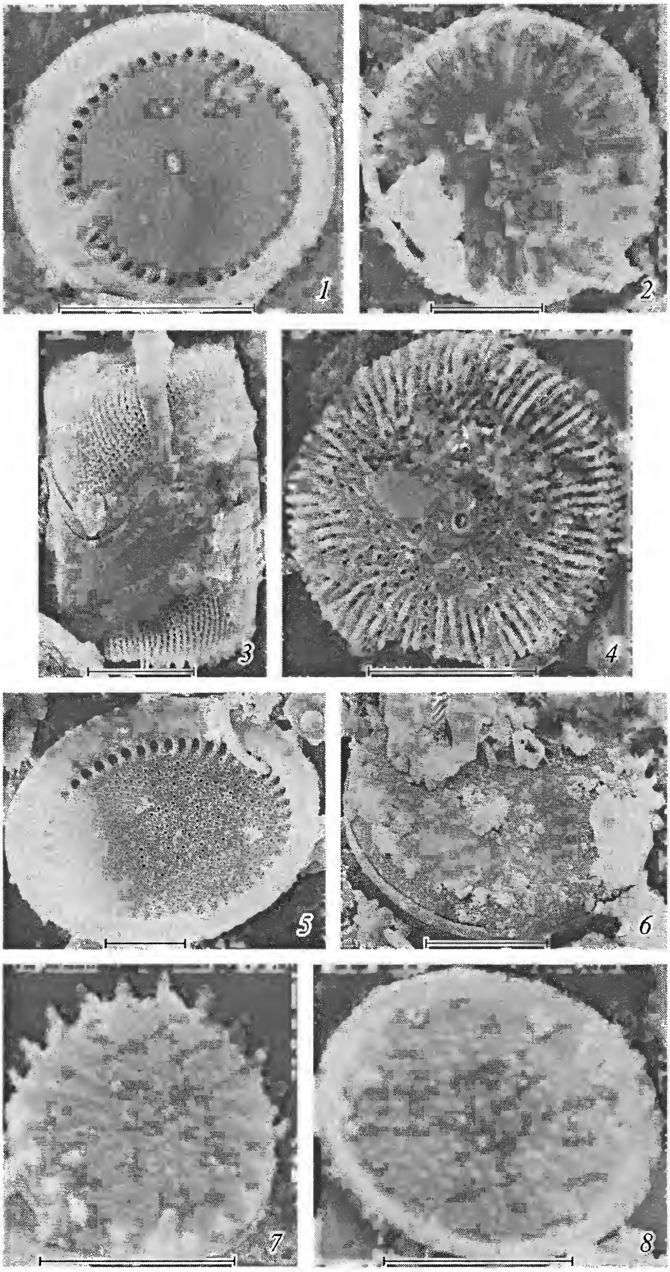


Таблица IV. Виды *Cyclotella*, *Melosira*, *Pliocaenicus* и *Stephanodiscus* сфагнового болота Нур.

1 — *Cyclotella arctica*; *2* — *Cyclotella meneghiniana*; *3*, *4* — *Melosira roeseana* var. *dentroteres*; *5* — *Pliocaenicus costatus*; *6* — *Stephanodiscus hantzschii*; *7*, *8* — *S. minutulus*, *1*, *2*, *5*, *8* — створки с внутренней поверхности; *3*, *4*, *6*, *7* — створки с наружной поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *7*, *8* — 5; *3*—*6* — 10.

ТАБЛИЦА 5

Сравнение по *t*-критерию средних радиальных приростов (мм/год) за первое десятилетие на уровне груди модельных елей на предполагаемых сплошных вывалах прошлого с современными приростами ели в разных лесорастительных условиях (см. табл. 2)

Сравниваемые пары	Средние радиальные приросты (мм/год) сравниваемых пар	*t*-критерий
Пл. № 107—фон	3.1—0.6	3.61^{x}
Пл. № 63—фон	3.0—0.6	2.72^{x}
Пл. № 7—8—фон	2.7—0.6	5.53^{x}
Пл. № 9—фон	4.6—0.6	4.04^{x}
Пл. № 107—окно	3.1—1.6	2.14^{x}
Пл. № 63—окно	3.0—1.6	1.58
Пл. № 7—8—окно	2.7—1.6	2.75^{x}
Пл. № 9—окно	4.6—1.6	3.01^{x}
Пл. № 107—сплошной вывал	3.1—3.4	0.42
Пл. № 63—сплошной вывал	3.0—3.4	0.45
Пл. № 7—8—сплошной вывал	2.7—3.4	1.71
Пл. № 9—сплошной вывал	4.6—3.4	1.20

Столетние окна визуально почти неразличимы в составе древостоя. Поэтому уже то, что в 4 из 13 проб обследованного массива выявлены участки древостоев, сформировавшиеся на сплошных вывалах, говорит об их распространенности в прошлом.

В среднем обновление слабонарушенных человеком лесов посредством «окон» в пологе происходит со скоростью 0.4—2 % лесной площади в год (Георгиевский, 1992). Между тем, процесс образования окон неравномерен: периоды повышенного отпада деревьев, в том числе массовых вывалов, сменяются периодами относительной устойчивости древостоев.

История еловых лесов ЦЛЗ также свидетельствует о неравномерности обновления полога. Так, в первые 40 лет существования ЦЛЗ, с начала 1930-х до конца 1960-х годов больших вывалов ельников не отмечалось (Алексеев, 1935; Пугачевский, Шапошников, 1999). Первый массовый ветровал случился в 1969 г.; после вывалов 1987 г. заповедник стал «непроходим»; дальнейшие обширные разрушения ельников произошли в 1996 г. В результате менее чем за 30 лет ельники оказались разрушенными приблизительно на половине площади. По данным лесоустройства (Пугачевский, Шапошников, 1999), средний возраст ельников заповедника увеличивался с 83 лет в 1939 г. до 116 лет к 1972 г. и 131 года к 1984 г. (после 1987 г. он снизился до 116 лет). Эти данные указывают на массовое омоложение ельников ЦЛЗ на рубеже XIX—XX вв. Результаты проведенного мной исследования показывают, что большую роль в этом омоложении играли сплошные вывалы, так же как это происходит сейчас. Судя по обнаруженным вывалам, предыдущая волна массовых ветровалов проходила в 1870-е—1900-е годы, т. е. периодичность ветровальных разрушений на территории ЦЛЗ составила около 100 лет.

Считается, что массовый ветровал вызывают обычно штормовые ветры. По разным оценкам, к ураганам относят ветры со скоростью, превышающей 20 м/с (Мелехов, 1980) или только свыше 35—40 м/с (Турков, 1979). В ЦЛЗ скорость ветра при наиболее разрушительном вывале 1987 г. (Карпачевский и др., 1999) достигала 23 м/с. Разрушению древостоя способствовали как внешние, так и внутренние условия: сильный ветер совпал с периодом обильных дождей и переувлажнением слабо дренированных почв; средний возраст ельников к этому времени превысил 130 лет (Пугачевский, Шапошников, 1999). Массовый вывал спелых древостоев позволяет рассматривать сильные ветры как «катализатор» эндогенного процесса возрастного распада древостоя и смены поколений. Однако именно ветры обеспечивают единовременность вывала на большой площади, что резко изменяет лесорастительные условия и характер восстановления древостоя.

Подверженность территории заповедника сильным ветрам в сочетании со слабой дренированностью глинистых почв способствует синхронизации ураганами циклической динамики еловых древостоев на большой территории — от формирования близких по возрасту молодняков до спелых ельников — и поддерживается неопределенно долго близким по времени распадом старших генераций. По глазомерной оценке, около половины сплошных вывалов зарастает со сменой на вторичные лиственные породы. От общей площади ельников ЦЛЗ это составляет около 1/4. При таком соотношении вторичные породы не только не ослабляют позиции ели, но способствуют устойчивому развитию коренных ельников. Известно благотворное влияние лиственных пород на почву ельников (Sirèn, 1955; Тимофеев, 1966; Мартинович, 1969; Першевников, Черных, 1971, и др.). Кроме того, можно предположить, что короткопроизводные вторичные леса, задерживающие формирование ельника, частично компенсируют синхронность, заданную ураганными ветрами, и повышают устойчивость массива в целом.

Оценка успешности деревьев и перспективы развития ельников, выросших на сплошных вывалах прошлого

Современное состояние послеветровальных ельников

В результате работы впервые удалось доподлинно выявить участки ельников, выросших на месте сплошных ветровалов столетней давности. Поэтому привожу их описания.

Пл. № 107 представляет собой смешанный лиственно-еловый древостой с небольшим преобладанием ели. Часть пробной площади занимает незаросшее окно. Сомкнутость древесного полога 0.8. Формула древостоя: 6.8Е; 1.8Б; 0.9Кл; 0.5Ос. Первый ярус (от 25 до 35 м) слагается из ели *Picea abies* (75 шт./га), березы (75 шт./га) и осины (25 шт./га). Средний (действительный) возраст ели 110 лет. Второй ярус (от 15 до 25 м) состоит из ели (количеством 100 шт./га и средним возрастом 107 лет) и клена (75 шт./га). Крупный подрост (8—15 м) представлен елью (50 шт./га, 90 лет). Еловый подрост до 8 м выс. в количестве 1650 шт./га, преимущественно возрастом 20—40 лет. Елового возобновления — 5000 шт./га. Подлесок выражен слабо (5 %), но богат по составу, состоит из *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *Tilia cordata*, *Padus avium*, *Ribes alpinum*, *Acer platanoides*. Обилие опада лиственных пород определяет большую долю мертвого покрова (общее ПП составляет 25 %). ПП травяно-кустарничкового яруса — 15, мохового — 7 %.

Пл. № 63 (400 м^2) — ельник кислично-щитовниковый. Средняя сомкнутость древесного полога 0.4. Формула древостоя: 7.8Е; 1.7Ос; 0.4Б. Подлесок выражен слабо (9 %), состоит из рябины и клена. Первый ярус (от 25 до 35 м) слагается из ели *Picea abies* (175 шт./га), осины (75 шт./га) и березы (50 шт./га). Средний возраст ели 142 года, осины — 100—130 лет. Второй ярус (от 15 до 25 м) состоит из осины (25 шт./га). Крупный подрост (8—15 м) представлен елью (175 шт./га, средний возраст 60 лет). Еловый подрост до 8 м выс. в количестве 1975 шт./га возрастом до 40 лет. Возобновление ели — 6000 шт./га, рябины — 2000, клена — 1000 шт./га. ПП травяно-кустарничкового яруса 45 %, мохового — 30 %, доминируют *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*, *Sphagnum girgensohnii*. Общее ПП составляет 65 %.

Пл. № 7—8 (800 м^2) — ельник чернично-сфагновый, бóльшую часть которого занимает сравнительно молодое окно, окаймленное взрослыми деревьями. Здесь отмечено большое количество валежа и мертвопокровника; имеется тенденция к усыханию, в особенности *Sphagnum girgensohnii*. Средняя сомкнутость древесного полога 0.8. Формула древостоя: 8.3Е; 1.7Б. Первый ярус (от 25 до 35 м) состоит из ели европейской (200 шт./га, средний возраст 150 лет), березы (75 шт./га). Крупный подрост (8—15 м) представлен елью (625 шт./га, возраст 60 лет). Еловый подрост до 8 м выс. в количестве 1350 шт./га, преимущественно возрастом 20—30 лет. Возобновление ели — 8500 шт./га. Подлесок практически не выражен, представлен рябиной. ПП травяно-кустарничкового яруса 25 %, мохового — 70 %, доминируют *Vaccinium myrtillus*, *Sphagnum girgensohnii*, *Pleurozium schreberi*. Общее ПП составляет 70 %.

Пл. № 9 (400 м^2) — сохранившийся участок ельника чернично-зеленомошного размером около 5000 м^2, окруженный со всех сторон незаросшими вывалами. Средняя сомкнутость верхнего полога 0.7 %. Первый ярус (от 25 до 35 м) состоит из ели европейской (375 шт./га, средний возраст 128 лет), березы (100 шт./га), осины (25 шт./га). Еловый подрост невысокий (0.5—4 м выс. в количестве 13200 шт./га, возрастом до 40 лет). Возобновление ели — 5200 шт./га. Подлесок (40 %) состоит из *Sorbus aucuparia* (35 %), *Acer platanoides* (10 %), а также *Corylus avellana* и *Lonicera xylosteum*. ПП травяно-кустарничкового яруса 50 %, мохового — 30 %, доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*. Общее ПП составляет 60 %.

Как считает А. Б. Георгиевский (1992), к 100 годам окна в ЦЛЗ становятся участками леса, не отличающимися от окружающих их коренных типов. Сравнивая пробные площади на выявленных сплошных вывалах с другими фоновыми участками, с этим можно согласиться. Так, по формуле древостоя, обилию подлеска, видовому составу нижних ярусов, их ПП эти пробные площади не выделяются среди фоновых участков. Единственный визуальный отличительный признак столетних вывалов — это сохранившиеся остатки скелетных ветвей на стволах елей, указывающие на большие приросты в высоту на уровне 1—2 м. Что касается ПП подлеска, то на трех пробных площадях оно несколько меньше или значительно меньше среднего в фоновых участках в соответствующих типах леса. Однако в черничном ельнике ПП подлеска больше, чем на всех пробных площадях фона (n = 9). Это связано, скорее всего, с сильным боковым осветлением. Но ввиду малого количества пробных площадей говорить о закономерности не приходится. В целом можно сказать, что пробные площади не отличаются от фона, а две из них (90—100 и 120—140 лет после вывала) уже имеют свежие окна.

Результативность роста ели на бывших сплошных вывалах

Для сравнительной оценки «успешности» елей, выросших из предварительного подроста на сплошных вывалах, были проанализированы 2 характеристики: накопленный диаметр на уровне груди и продолжительность жизни.

ТАБЛИЦА 6

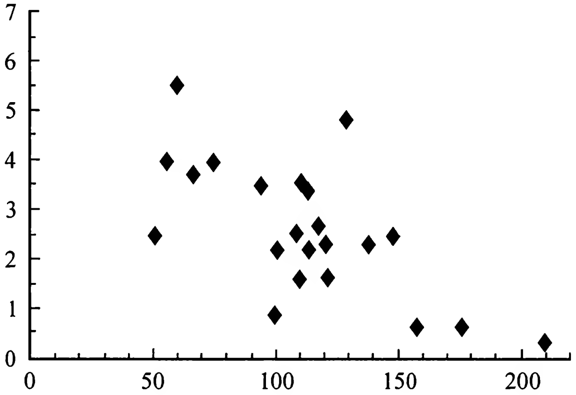
Корреляция радиального прироста за первые 10 лет на уровне груди с накопленным диаметром у елей I яруса

Класс возраста (лет)	n	r	m_r
Древостой фона и средних окон			
IV (70—90)	15	0.610	0.162
V (90—110)	29	0.622	0.114
VI (110—130)	35	0.519	0.123
VII (130—150)	23	0.026	0.208
VIII (>150)	19	−0.289	0.210
Древостой на сплошных вывалах прошлого			
V (90—110)	14	0.494	0.202

Диаметр на уровне груди является показателем накопленной биомассы. Как уже говорилось, корреляция его с высотой елей на пробных площадях составила 0.94. По данным В. А. Алексеева и Ю. А. Рахманова (1973), в южнотаежных ельниках наиболее тесная связь диаметра на уровне груди с массой ствола, наименее — с массой ветвей и хвои. Как видно из табл. 2, у подроста ели в ЦЛЗ средний радиальный прирост в первые 10 лет на уровне груди варьирует от 0.2 до 4.9 мм/год в разных лесорастительных условиях. На сплошных вывалах он составляет 1.4—4.9 мм/год. Для выяснения связи накопленного диаметра в середине и конце жизни с приростами в молодом возрасте использованы ели I яруса из разных типов леса, но одного класса возраста (измеренного по керну на уровне груди; табл. 6).

Наличие достоверной корреляции среди елей IV, V, VI классов возраста свидетельствует о жизненных преимуществах особей с бóльшими начальными приростами. Однако у возрастных групп старше 130 лет корреляция отсутствует. Это объясняется меньшей долговечностью успешных деревьев (см. рисунок).

У елей V класса возраста, выросших на сплошных вывалах, прослеживается слабая достоверная корреляция начальных приростов с накопленным диамет-



Радиальный прирост за первые 10 лет на уровне груди свежевыпавших елей (n = 22).

По оси абсцисс — возраст по керну, лет; по оси ординат — радиальный прирост, см.

ром, т. е. при высоких начальных приростах всех деревьев диаметр конкретной особи мало зависит от абсолютной величины приростов в молодом возрасте.

Сравнивая успешность деревьев I яруса к 90—110 годам на месте сплошных вывалов и вне их, были получены следующие данные. К этому возрасту средние диаметры елей на высоте уровня груди составили соответственно 33.4 и 25.8 см. Различие средних достоверно на 5%-м уровне значимости ($t = 2.54$). Диаметра 33.4 см на уровне груди ели на сплошных вывалах в ЦЛЗ достигают в среднем на 20 лет раньше. Кроме того, ускоренное развитие елей, выросших на сплошных вывалах, характеризуется также ранним началом массового плодоношения (через 20 лет после ураганного вывала 1987 г.).

Продолжительность жизни ели

Оценка жизненного вклада деревьев в биогеоценоз подразумевает и выяснение продолжительности их жизни, также определяющей накопление биомассы и успех размножения особей. Прямые данные о связи продолжительности жизни с начальными приростами получены при анализе кернов свежевыпавших (ветровальных) елей I яруса. Как видно из рисунка, наиболее старые особи имели наименьшие приросты в молодом возрасте. У этих елей отмечена достоверная отрицательная корреляция возраста гибели с радиальным приростом в первые 10 лет на уровне груди ($n = 22$, $r = -0.661$, $m_r = 0.120$). Таким образом, в результате ветровала в первую очередь выпадают деревья с хорошим начальным ростом.

Сухостой I яруса мной специально не изучался. По наблюдениям А. В. Пугачевского (1989), в годы засух усыхают преимущественно деревья угнетенных классов («низовой отпад»), а при аномально длительном затоплении верховодкой — ели всех возрастов, размеров и состояний. По данным Т. Ю. Минаевой и Е. С. Шапошникова (1999), усыхание начинается с наиболее крупных деревьев.

Возраст наиболее старых елей на обнаруженных вывалах прошлого в настоящее время не превышает 150—160 лет, поэтому возникла необходимость оценить «долговечность» ели на вывалах по косвенным данным, выяснив, как отражается скорость роста в молодом возрасте на продолжительности жизни (табл. 7).

Как видно из табл. 7, наблюдается отсутствие корреляции начальных приростов с возрастом. Исключение составляют только слаборастущие ели, с радиальными приростами за первые 10 лет на уровне груди менее 1 см. Только в этой группе относительная успешность в начале жизни связана с долговечностью.

В целом можно сказать, что радиальный прирост в первые 10 лет на уровне груди не определяет продолжительность жизни ели.

ТАБЛИЦА 7

Корреляция радиального прироста за первые 10 лет на уровне груди с возрастом у елей I яруса

Радиальный прирост за первые 10 лет на уровне груди (см)	n	r	m_r
Вся выборка	134	−0.258	0.081
Больше 1.7	69	−0.207	0.115
Меньше 1.7	65	−0.177	0.120
Меньше 1.0	35	0.533	0.121

Рассмотрев этот вопрос с другой стороны, автор проанализировал достоверность отличий среднего возраста елей, разбив ели I яруса на 2 массива: с радиальными приростами в первые 10 лет на уровне груди меньше и больше среднего значения (1.7 см). Различия оказались достоверными ($t = 4.18$), а именно: ели с начальными приростами ниже среднего (1.7 см за 10 лет) оказались более старыми (средний возраст 127 лет), с бóльшими приростами — моложе (средний возраст 101 год).

Была проверена и обратная комбинация — достоверность различий среднего радиального прироста в первые 10 лет на уровне груди у елей младше и старше 130 лет. Различия также оказались достоверными ($t = 4.14$), т. е. у елей младше 130 лет радиальный прирост за первые 10 лет на уровне груди составлял 1.9 см, а у елей старше — 1.3 см.

Таким образом, наиболее долговечны ели I яруса с начальными приростами ниже порогового значения 1.7 см/10 лет.

Эти различия не являются результатом улучшения роста ели. Как было показано ранее, сравнение современного подроста и средневозрастных деревьев со старыми особями в молодом возрасте не выявило улучшения роста ели в последние сто лет. В южнотаежных ельниках скорость роста ели в высоту и по радиусу зависит преимущественно от фитоценотических условий (главным образом размера окон), перекрывающих климатические влияния (Пукинская, 2007).

Перспективы развития ельников

На современных сплошных вывалах в ЦЛЗ зарастание без смены пород происходит за счет уцелевшего подроста ели предварительной генерации численностью 4500 экз./га и более и высотой на момент вывала от 0.4 до 1.5 м. При этом доветровальная плотность была на треть больше, т. е. не менее 6000 экз./га. Согласно Инструкции по сохранению подроста хвойных пород (1984), зарастание еловых вырубок без смены происходит при численности подроста такой высоты не менее 3000 экз./га.

Как видно из табл. 8, этим условиям отвечает в лучшем случае только площадка № 9 в ельнике черничном, окруженная незаросшими свежими окнами. На 3 остальных участках в разных типах леса предварительного подроста явно недостаточно. Однако можно предположить, что уже через 20 лет часть самосева перейдет в категорию перспективного для зарастания вывала подроста и количество площадок, обеспеченных предварительным возобновлением, увеличится.

ТАБЛИЦА 8

Характеристика пробных площадок на месте заросших сплошных вывалов

Тип ельника	№ пл.	Количество всходов ели (< 0.4 м) (шт./га)	Количество подроста ели (шт./га)			Возраст вывала
			0.4—2 м	2—8 м	8—15 м	
Неморальный	107	5000	400	1250	50	90—100
Кислично-щитовниковый	63	6000	1100	875	175	120—135
Чернично-сфагновый	7—8	8500	425	925	625	120—140
Черничный	9	5200	5200	8000	—	95—105

Таким образом, в случае сплошного вывала через 100—130 лет после предыдущего лишь на 1 участке из 4 возможно непрерывное доминирование ели. Для формирования ельников без смены примерно на половине площади больших окон, как это происходит сейчас, периодичность вывалов должна составлять около 150 лет.

Заключение

Таким образом, сплошные вывалы древостоя — закономерное явление в естественной динамике южнотаежных ельников. Индикаторными признаками еловых древостоев, выросших на сплошных вывалах, являются: одновозрастность на высоте груди старшего поколения; временной разрыв 50 и более лет между генерациями ели предварительного возобновления и последующего; большие значения центральных приростов по радиусу на уровне груди ели старшего поколения; обычно значительная примесь лиственных пород.

Выявлена наибольшая продолжительность жизни у елей в ЦЛЗ с небольшими начальными приростами, т. е. сформировавшихся под пологом леса или в условиях средних окон. Сплошной вывал материнского древостоя значительно ускоряет как максимальную реализацию жизненного потенциала молодого поколения ели (предварительного подроста), так и его вывал в дальнейшем, до достижения физиологической старости. Минимальная периодичность сплошных вывалов в ЦЛЗ, при которой половина их площади может восстанавливаться елью без смены пород, — 150 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Я. Я. Очерк растительности Центрального лесного заповедника // Тр. Центрального лесного государственного заповедника. Вып. 1. Смоленск, 1935. С. 14—46.

Алексеев В. А., Рахманов Ю. Н. О некоторых коррелятивных зависимостях биомассы деревьев // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 99—102.

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.; Л., 1952. 532 с.

Васенев И. И., Таргульян О. В. Ветровал и таежное почвообразование. М., 1995. 247 с.

Георгиевский А. Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 8—19.

Казимиров Н. И. К вопросу о лесоводственном значении елового подроста // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вып. 16. 1959. С. 38—46.

Карпачевский Л. О., Кураева Е. Н., Минаева Т. Ю., Шапошников Е. С. Демутационные процессы в нарушенных сплошными ветровалами еловых лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб., 1999. С. 380—387.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 335 с.

Мартинович Б. С. О взаимоотношениях ели и осины на различных этапах онтогенеза // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по изуч. взаимоотношений растений в фитоценозах. Минск, 1969. С. 103—104.

Минаева Т. Ю., Шапошников Е. С. Массовое усыхание древостоев ели // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб., 1999а. С. 354—360.

Минаева Т. Ю., Шапошников Е. С. Характеристика региона и природные условия территории заповедника. Центрально-Лесной Биосферный Заповедник // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб., 1999б. С. 296—299.

Першевников А. Л., Черных В. А. Состав и динамика опада в березово-еловых насаждениях северной подзоны тайги // Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках северо-запада европейской части СССР. Архангельск, 1971. С. 305—307.

Письмеров А. В., Яковлев Т. В., Письмерова Р. С., Воробей П. И. Лесоводственно-таксационная характеристика основных групп типов леса // Коренные темнохвойные леса южной тайги. М., 1988. С. 130—162.

Плохинский Н. А. Биометрия. 2-е изд. М., 1970. 368 с.

Пугачевский А. В., Шапошников Е. С. Возрастная динамика древостоев и развитие лесных сообществ // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб., 1999. С. 325—333.

Пукинская М. Ю. К восстановлению еловых древостоев на участках ветровальных окон // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 6. С. 879—891.

Пукинская М. Ю. Динамика еловых лесов северо-запада России в связи с образованием окон: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 16 с.

Сигбатуллин Р. З., Шлыкова Н. А. Влияние катастрофического ветровала 1995 года на первобытные леса Висимского заповедника // Последствия катастрофических ветровалов для лесных экосистем. Екатеринбург, 2000. С. 24—31.

Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 190 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежника ели // Экология. 1990. № 6. С. 66—69.

Тимофеев В. П. Влияние липы на устойчивость и продуктивность насаждений // Лесное хозяйство. 1966. № 2. С. 14—22.

Турков В. Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценотическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1979. Вып. 128. С. 121—140.

Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л., Андреева А. А., Моисеев Д. В. Резерват Вепский лес. СПб., 1998. 207 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Sirèn G. The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology // Acta Forest Fenn. Vol. 62. Helsinki, 1955. 363 p.

SUMMARY

We have studied the spruce forests natural regeneration in wind gaps odf different sizes in the Central Forest Nature Reserve. The distinctions of spruce stands in modern storm gaps have been defined. Storm gaps of the past (90—140 years ago) in the Reserve have been revealed, geobotanist descriptions of spruce forest plots in those gaps are given. The results and prospects of forest development in the studied overgrown gaps have been analyzed. The minimum periodicity of storm gaps in the Central Forest Reserve is estimated, which allows half of their area to be regenerated by spruce (150 years).

УДК 581.132 (582.477.6) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© Н. В. Герлинг, С. В. Загирова

СТРУКТУРА И ФОТОСИНТЕЗ ХВОИ *JUNIPERUS SIBIRICA* (*CUPRESSACEAE*) НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

N. V. GERLING, S. V. ZAGIROVA. STRUCTURE AND PHOTOSYNTHESIS OF *JUNIPERUS SIBIRICA* (*CUPRESSACEAE*) NEEDLES IN THE NORTHERN URALS

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс: 8(8212) 240163
E-mail: gerling@ib.komisc.ru
Поступила 09.12.2008
Окончательный вариант получен 12.03.2009

Изучены структура и фотосинтез хвои можжевельника сибирского, произрастающего в разных экотопах на западном макросклоне Северного Урала. Наиболее благоприятные условия для роста побегов можжевельника сибирского отмечены на открытых участках в лесном поясе и в горной тундре. Массовая доля хвои в общей биомассе кустов возрастала с высотой. Увеличение толщины эпидермы, гиподермы и парциального объема смоляных каналов отмечено в хвое можжевельника, произрастающего на гольцах, в условиях более резких перепадов температуры и влажности воздуха. Показаны различия в ультраструктуре клеток мезофилла и скорости фотосинтеза хвои можжевельника сибирского и можжевельника обыкновенного.

Ключевые слова: *Juniperus sibirica*, хвоя, структура, фотосинтез, Северный Урал.

Род *Juniperus* L. включает в себя 68 видов и 36 разновидностей вечнозеленых древесных растений (Adams, 2003). На территории Урала перекрываются ареалы двух видов — можжевельника сибирского *Juniperus sibirica* Burgsd. и можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. (Флора.., 1974). Однако систематическое положение можжевельника сибирского как вида рядом авторов подвергается сомнению (Козубов, Евдокимов, 1965; Adams, 2003; Князева, 2004). Изучению морфологической и анатомической структуры хвои можжевельника сибирского посвящены единичные работы (Долгая, 1937; Усенко, 1984; Thomas et al., 2007). Структура листового аппарата и фотосинтез более детально исследованы у можжевельника обыкновенного, произрастающего в Швеции (Ungerson, Scherdin, 1965) и Италии (Tognetti et al., 2002: цит. по: Thomas et al., 2007). Можжевельник обыкновенный относится к светолюбивым видам, устойчивым к действию таких факторов, как высокий уровень УФ (Brzezinska, 2005), засуха (Лысова, 1980) и низкие температуры (Thomas et al., 2007; Хантемиров и др., 2000). R. S. Dodd и M. M. Poveda (2003) обнаружили в кутикулярном воске хвои у *Juniperus communis* в Пиренеях очень длинную цепь алканов, которая обеспечивает снижение кутикулярной транспирации в период жаркого лета в низинах и низких температур на высокогорье. Другие авторы указывают на способность этого вида произрастать при 20.5%-й суммарной солнечной радиации (Humphrey, 1996). Данные о физиологических процессах в хвое можжевельника сибирского нами не обнаружены.

Цель настоящей работы — рассмотрение морфоструктуры и фотосинтетической активности хвои вида *J. sibirica,* произрастающего в разных экотопах на Урале.

Материал и методика

Материал для настоящей работы был собран в июле 2006 и 2007 гг. в верховьях рек Ичет-Парус-Ёль (62°52′ с. ш., 58°53′ в. д.) и Кожимъю (63°09′ с. ш., 59°01′ в. д.), которые являются левыми притоками р. Илыч. Геоботаническое описание подлеска, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов фитоценозов проводили по принятой методике (Полевая.., 1964). Латинские названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995). Измерения диаметра куртин, количества и средней высоты стволиков, линейный прирост побегов, число хвои на побегах проводили у особей, произрастающих в разных растительных поясах на склонах близлежащих хребтов. Куртина представляла собой совокупность особей, образовавшихся путем полегания и последующего укоренения боковых ветвей.

В верховьях р. Ичет-Парус-Ёль можжевельник сибирский произрастал в лиственничном редколесье, образующем верхнюю границу леса. Древесный ярус был образован лиственницей сибирской *Larix sibirica* Ledeb. и березой извилистой *Betula tortuosa* Ledeb., единично встречалась пихта *Abies sibirica* Ledeb. Средняя высота деревьев лиственницы составляла 7 м, средний диаметр — 20 см. В подлеске встречались *Sorbus sibirica* Hedl. и *Juniperus sibirica*. Можжевельник сибирский под пологом древостоя имел форму куста, а на гольцовых склонах был представлен стелющимися формами.

В верховьях р. Кожимъю растительность характеризовалась более высоким разнообразием видов и сообществ. В поясе березового криволесья под пологом древостоя, образованного *Betula tortuosa* Ledeb., редко встречались куртины *Juniperus sibirica* высотой до 1.2 м. У можжевельника в этих сообществах часто отмечали усыхание побегов и отсутствие плодоношения. В лесном поясе более благоприятные условия для роста можжевельника были отмечены на открытых полянах.

В поясе горных тундр, где единично встречались деревья *Abies sibirica* и *Picea obovata*, средняя высота стволиков *Juniperus sibirica* снижалась на 30 %, а их число в куртине возрастало в 3 раза по сравнению с поясом березового криволесья. Отмечено обильное плодоношение его особей. В гольцовом поясе кусты можжевельника сибирского приобретали стелющуюся форму, высота куртин не превышала 0.5 м.

Для определения массы хвои модельные кусты можжевельника спиливали у основания стволиков, разделяли на фракции и высушивали. Для изучения морфоанатомического строения хвои образцы фиксировали в 70%-м растворе этилового спирта. Поперечные срезы готовили на вибрационном микротоме и окрашивали метиловым зеленым — пиронином (Пирс, 1962). Для ультраструктурных исследований двухлетнюю хвою вначале фиксировали в 25%-м растворе глутарового альдегида, в последующем — 1%-м растворе осмиевой кислоты. После дегидратации в серии растворов этилового спирта и ацетона объекты заливались в смолу Эпон. Срезы готовились на ультрамикротоме «BS 490 A» (Tesla, Чехословакия) и просматривали с помощью электронного микроскопа «Tesla 500» (Tesla, Чехословакия). Содержание пигментов определяли в ацетоновых вытяжках на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония). Скорость видимого фотосинтеза побегов второго и третьего года жизни измеряли на инфракрасном газоанализаторе Li-Cor 6400 (Li-Cor, США), подключенном к камере Conifer Chamber (Li-Cor, США) в течение 4 ч. Значения климатических параметров соответствовали показаниям данного прибора в момент измерения фотосинтеза. Цифры в таблицах представляют среднеарифметические значения и их относительные погрешности.

Результаты и обсуждение

В верховье р. Кожимъю наиболее старые особи можжевельника сибирского нами были отмечены на открытых полянах в поясе березового криволесья. Их возраст достигал 100 лет (табл. 1), а средний возраст березы — 70 лет. Максимальный возраст можжевельника сибирского, обнаруженного ранее на Полярном Урале другими авторами, составил 850 лет (Шиятов и др., 2002). Под пологом древостоя нами отмечено усыхание 30 % особей в куртинах (табл. 2), что, вероятно, является результатом конкурентных взаимоотношений можжевельника с березой извилистой. С продвижением вверх по склону у особей снижались линейные размеры осевых органов, но возрастала доля хвои в их надземной биомассе (рис. 1).

ТАБЛИЦА 1

Биометрическая характеристика можжевельника сибирского в долине р. Кожимъю

Экотоп	Высота, м над ур. м.	Диаметр куртин, м	Высота куртин, м	Число стволиков в куртине, шт.		Максимальный возраст, лет
				живые	усохшие	
Под пологом березового криволесья	630	3.1 ± 0.1	1.3 ± 0.1	31.5 ± 0.5	12.0 ± 0.8	100
На полянах в поясе березового криволесья	640	2.4 ± 0.5	1.3 ± 0.2	43.8 ± 0.7	0	75
Горная тундра	700	3.0 ± 0.6	0.9 ± 0.6	87.6 ± 0.7	0	87
Гольцы	770	2.1 ± 0.3	0.5 ± 0.4	49.7 ± 0.5	0	40

ТАБЛИЦА 2

Фитомасса особей можжевельника сибирского в долине р. Кожимъю

Экотоп	Сухая масса, г					
	хвоя живая	хвоя сухая	ветви без хвои	стволики	шишкоягоды	всего
На полянах в поясе березового криволесья	36.4 ± 4.2	3.0 ± 2.5	42.4 ± 1.1	131.6 ± 0.9	*	213.5
Горная тундра	88.4 ± 0.9	7.4 ± 0.8	28.7 ± 1.3	141.7 ± 0.8	9.7 ± 0.7	275.9
Гольцы	25.2 ± 1.0	*	6.5 ± 1.2	20.4 ± 0.9	0.2	52.0

Примечание. * — компонент отсутствует.

Средняя длина годичных побегов и хвои *J. sibirica* была достоверно меньше в гольцовом поясе, чем в поясе березового криволесья и горных тундр (табл. 3). Не выявлены различия этих показателей у можжевельника, произрастающего под пологом древостоев в двух географически удаленных точках Северного Урала. Однако в целом они меньше, чем у можжевельника обыкновенного (11 мм), произрастающего в еловом сообществе средней тайги (Герлинг, 2007). Согласно исследованиям З. К. Долгой (1937), длина хвои можжевельника сибирского в Хибинах может достигать 4 мм.

Нами не выявлены существенные различия в парциальных объемах основных тканей хвои можжевельника сибирского, произрастающего в разных экотопах (табл. 4). Однако толщины эпидермы и гиподермы закономерно возрастали по направлению от пояса березового криволесья к гольцам. Развитие больших межклетников в мезофилле указывает на ксероморфность данного вида. Хвоя можжевельника сибирского, произрастающего под пологом лиственничника в верховье р. Ичет-Парус-Ёль, характеризовалась более высоким парциальным объемом мезофилла и меньшей объемной долей проводящих тканей, смоляных каналов и покровных тканей, чем в экотопах р. Кожимъю. Существенные различия выявлены также в толщине эпидермы и гиподермы хвои этих популяций.

Усиленное развитие покровных и проводящих тканей, секреторных каналов отмечено у популяций можжевельника сибирского в Хибинах (Долгая, 1937). Автор также отмечала сильное утолщение наружных клеточных стенок эпидермиса, уве-

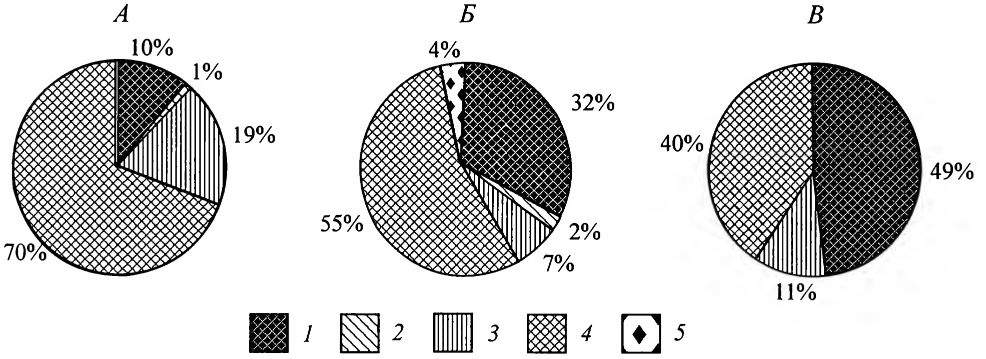


Рис. 1. Относительная масса (%) надземных органов у можжевельника сибирского в долине р. Кожимъю.

А — открытая поляна в поясе березового криволесья, *Б* — пояс горных тундр, *В* — гольцы. *1* — хвоя живая, *2* — отмершая хвоя, *3* — ветки без хвои, *4* — стволики, *5* — шишкоягоды.

ТАБЛИЦА 3

Морфологические характеристики побегов *Juniperus sibirica* в разных экотопах Северного Урала

Показатель	Верховье рек			
	Ичет-Парус-Ёль	Кожимъю		
	под пологом лиственничного редколесья	под пологом березового криволесья	горная тундра	гольцы
Длина побегов, мм	11.1 ± 0.1	11.9 ± 0.2	14.8 ± 0.5	9.4 ± 0.2
Число хвои на побеге, шт.	13.9 ± 0.2	14.2 ± 0.2	13.7 ± 0.2	13.3 ± 0.2
Длина хвои, мм	5.7 ± 0.1	5.8 ± 0.1	6.1 ± 0.1	3.7 ± 0.2
Охвоенность, шт./мм	1.2 ± 0.7	1.2 ± 0.2	1.0 ± 0.2	1.5 ± 0.2
Сухой вес годичного побега с хвоей, мг*	0.024 ± 0.008	0.014 ± 0.004	0.022 ± 0.008	0.009 ± 0.003

Примечание. * — среднее значение со стандартным отклонением.

личение количества устьиц на поверхности хвои. У можжевельника сибирского, интродуцированного в Центральном ботаническом саду АН БССР, толщина эпидермы с кутикулой достигала 27.3 мкм, а гиподермы — 15 мкм (Нестерович и др., 1986).

Ранее нами были описаны количественные характеристики клеток мезофилла у можжевельника обыкновенного, произрастающего в еловых сообществах средней тайги на европейском Северо-Востоке России (Загирова, 2004). По сравнению с этим видом в хвое *J. sibirica* снижались размеры хлоропластов и число тилакоидов в гранах, а также содержание зеленых пигментов и каротиноидов, что характерно для светолюбивых видов растений (табл. 5). Увеличение доли каротиноидов в пигментном комплексе листьев в горных условиях можно рассматривать как адаптивную реакцию на избыточную радиацию (Горышина, 1989).

В период проведения наблюдений за динамикой видимого фотосинтеза хвои можжевельника сибирского в горах в 2007 г. установилась жаркая без дождей пого-

ТАБЛИЦА 4

Анатомические показатели хвои *Juniperus sibirica* в разных экотопах

Показатель	Верховье рек			
	Ичет-Парус-Ёль	Кожимъю		
	под пологом лиственничного редколесья	под пологом березового криволесья	горная тундра	гольцы
Площадь поперечного среза хвои, мм^2*	0.014 ± 0.002	0.02 ± 0.002	0.015 ± 0.002	0.015 ± 0.002
Парциальный объем, %:				
проводящего цилиндра	4.8 ± 0.2	9.0 ± 0.2	9.1 ± 0.2	8.0 ± 0.1
смоляного канала	5.6 ± 0.3	8.7 ± 0.3	7.7 ± 0.4	10.3 ± 0.4
мезофилла	65.8 ± 0.03	52.8 ± 0.05	55.2 ± 0.06	53.8 ± 0.04
покровных тканей	23.7 ± 0.09	29.5 ± 0.08	28.0 ± 0.01	27.9 ± 0.09
Толщина эпидермы с кутикулой, мкм	14.2 ± 0.2	17.7 ± 0.2	19.4 ± 0.1	19.3 ± 0.2
Толщина гиподермы, мкм	9 ± 0.2	13.9 ± 0.3	19.3 ± 0.2	19.2 ± 0.2

Примечание. * — среднее значение со стандартным отклонением.

ТАБЛИЦА 5

Количественные параметры клеток мезофилла и содержание пигментов в двухлетней хвое *Juniperus sibirics* и *J. communis*

Показатели	*J. sibirica* (Кожимъю)	*J. sibirica* (Ичет-Парус-Ёль)	*J. communis**
Число хлоропластов на срезе клетки	17 ± 3	17 ± 4	19 ± 2
Площадь среза хлоропласта без крахмальной гранулы, мкм^2	5 ± 1	7 ± 2	8 ± 2
Число:			
гран на срез хлоропласта	21 ± 5	25 ± 4	20 ± 2
тилакоидов в гране	5 ± 2	6 ± 2	7 ± 2
пластоглобул на срез хлоропласта	22 ± 8	17 ± 6	15 ± 3
митохондрий на срез	28 ± 5	19 ± 8	31 ± 9
Диаметр митохондрий, мкм	0.58 ± 0.007	0.60 ± 0.20	0.70 ± 0.20
Содержание хлорофилла $a + b$, мг/г сырой массы	1.08 ± 0.03	1.01 ± 0.02	1.49 ± 0.02
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы	0.24 ± 0.02	0.29 ± 0.02	0.55 ± 0.01
Соотношение хлорофилл $(a + b)$/ каротиноиды	3.16	3.48	2.71

Примечание. * — дается по: Загирова, 2004.

да (табл. 6). В этих условиях максимальные значения фотосинтеза отмечали в первой половине дня. После полудня, несмотря на усиление интенсивности ФАР, интенсивность видимого поглощения CO_2 хвоей менялась незначительно (рис. 2). Вероятно, очень высокая температура воздуха в эти дни приводила и к усилению ее дыхания, так как этот процесс более чувствителен к изменению температурного режима, чем фотосинтез (Климов и др., 2003). Кроме того, снижение содержания влаги в почве и атмосфере в период длительного отсутствия дождей могло усиливать конкуренцию растений в сообществах. Возможно, поэтому фотосинтез хвои мож-

ТАБЛИЦА 6

Вариабельность погодных условий и скорости фотосинтеза *Juniperus sibirica* в верховьях р. Кожимъю

Дата	Экотоп	Характер погоды	Температура воздуха, °С		Влажность воздуха, %		Интенсивность ФАР, $м^{-2} \cdot с^{-1}$		Скорость поглощения CO_2, мкмоль $г^{-1} \cdot ч^{-1}$	
			min	max	min	max	min	max	min	max
13.07.2007	Под пологом березового криволесья	Переменная облачность	30.0	37.23	32.3	52.2	309	1733	0.010	0.022
18.07.2007	На поляне в поясе березового криволесья	Малооблачно	26.0	30.6	47.1	66.8	352	1774	0.021	0.042
26.07.2007	Там же	Переменная облачность	19.5	28.0	32.8	62.9	480	1250	0.025	0.040
31.07.2007	» »	» »	20.4	27.1	40.6	64.7	328	1693	0.018	0.045

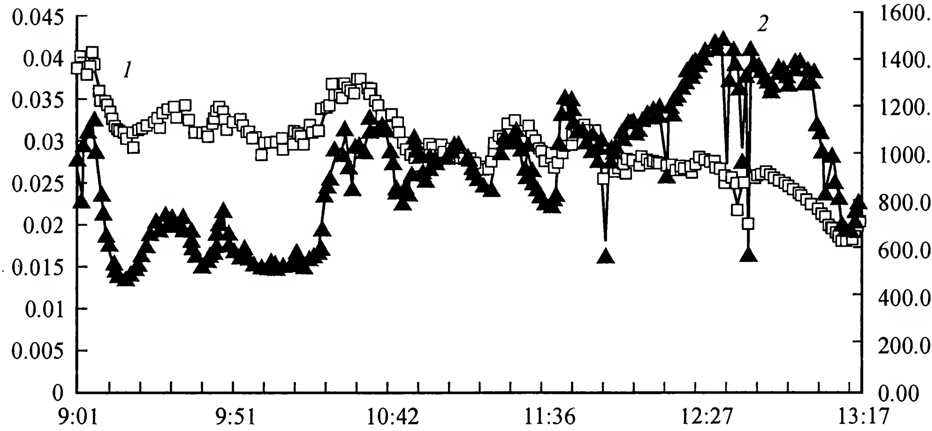


Рис. 2. Дневной ход интенсивности CO_2-газообмена хвои можжевельника сибирского (*1*) и освещенности (*2*) на Северном Урале (26.07.2007).

По оси ординат слева — скорость поглощения CO_2 мкмоль · $г^{-1}$ · $ч^{-1}$; справа — интенсивность ФАР, мкмоль · $м^{-2}$ · $с^{-1}$; по оси абсцисс — время суток, ч.

жевельника сибирского под пологом березового криволесья оказался в 2 раза ниже, чем на открытом участке.

Скорость видимого фотосинтеза хвои можжевельника сибирского в условиях гор существенно отличалась от можжевельника обыкновенного, произрастающего в еловом сообществе средней тайги (рис. 3). При сходных погодных условиях хвоя можжевельника сибирского характеризовалась невысокими значениями скорости фотосинтеза в области светового насыщения и меньшим углом наклона начального участка световой кривой, что указывает на низкую эффективность использования квантов света в фотосистемах. С низкой скоростью фотосинтеза, вероятно, связа-

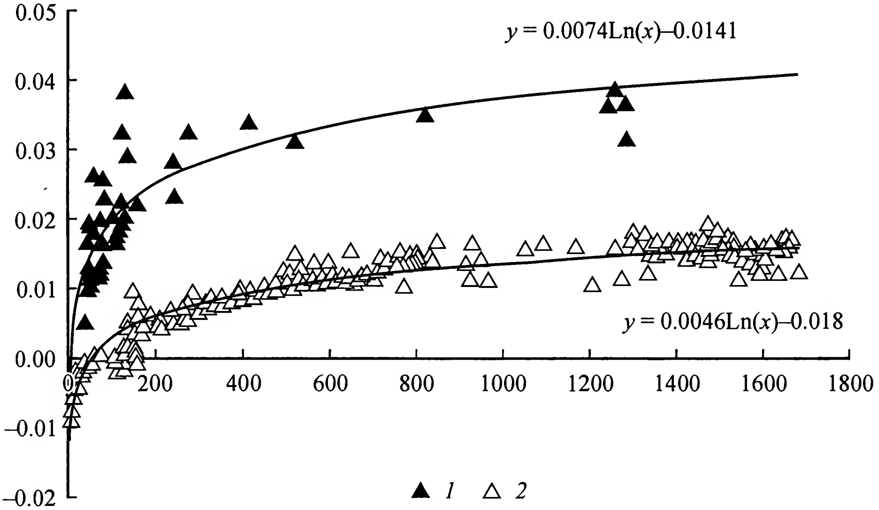


Рис. 3. Зависимость скорости фотосинтеза хвои *Juniperus communis* (*1*) и *J. sibirica* (*2*) от интенсивности ФАР при температуре 25.2—39.2 °С (*1*), 22.9—37.2 °С (*2*) и влажности воздуха 24.8—72.3 % (*1*), 18.2—50.8 % (*2*).

По оси ординат — скорость поглощения CO_2 мкмоль · $г^{-1}$ · $ч^{-1}$; по оси абсцисс — интенсивность ФАР, мкмоль · $м^{-2}$ · $с^{-1}$.

но торможение развития хлоропластов в клетках мезофилла и низкое содержание пигментов в хвое. Причиной замедленного развития структуры и функционирования фотосинтетического аппарата в условиях гор могут быть повышенный уровень солнечной радиации, а также слабо развитые почвы и сниженный азотный обмен у растений. Хвоя *J. virginiana* L., произрастающего в Америке, летом при 20 °С и влажности воздуха 65 % имела максимальную скорость фотосинтеза 9 мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сухой массы в ч (Ormsbee et al., 1976), что соответствует примерно 0.057 мкмоль $\cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$. Фотосинтез хвои можжевельника обыкновенного в Швеции в апреле при температуре воздуха 13 °С и освещенности 23.6 клк составлял всего 3.25 мг CO_2 / 100 г сухой массы в ч (Ungerson, Scherdin, 1965).

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что структурная организация ассимиляционного аппарата можжевельника сибирского в горах Урала зависит от экотопа. В градиенте высот наиболее благоприятные условия для роста и функционирования можжевельника отмечены на открытых участках лесного пояса, где данный вид не испытывает конкуренции с другими видами древесной растительности за свет, элементы минерального питания и воду. Условия Северного Урала влияют на развитие системы хлоропластов, пластидных пигментов, скорость фотосинтеза можжевельника сибирского, что отличает его от можжевельника обыкновенного, произрастающего в ельниках среднетаежной подзоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герлинг Н. В. Структурные и физиологические особенности видов рода *Juniperus* в подзоне средней тайги // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Мат. Міжнар. конф. молодих учених ботаніків. Київ, 2007. С. 82—83.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 204 с.

Долгая З. К. Влияние климата на анатомо-морфологические особенности хвои можжевельников // Тр. Ленинградск. о-ва естествоисп. 1937. Вып. 2. С. 249—295.

Загирова С. В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1795—1805.

Князева С. Г. Опыт применения многомерных методов для определения таксономического положения *Juniperus sibirica* (*Cupressaceae*) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 256—260.

Козубов Г. М., Евдокимов А. М. Можжевельник в лесах Севера // Лесное хозяйство. 1965. №1. С. 57—69.

Климов С. В. Холодовое закаливание растений — результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Изв. РАН. Сер. Биол. 2003. № 1. С. 57—62.

Лысова Н. В. Пути адаптации и выносливость древесных растений в сухой степи Поволжья // Бюл. Гл. бот. сада. 1980. Вып. 115. С. 8—13.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск, 1986. 143 с.

Пирс Э. Гистохимия. М., 1962. 962 с.

Полевая геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. М., 1964. Т. 3. 530 с.

Усенко Н. В. Деревья кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1984. 272 с.

Флора Северо-Востока европейской части России / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1974. Т. 1. 275 с.

Хантемиров Р. М., Горланова Л. А., Шиятов С. Г. Патологические структуры в годичных кольцах можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и их использование для реконструкции экстремальных климатических событий // Экология. 2000. № 3. С. 185—192.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шиятов С. Г., Хантемиров Р. М., Горланова Л. А. Тысячелетняя реконструкция температуры лета на Полярном Урале: данные древесных колец можжевельника сибирского и лиственницы сибирской // Археология, этнография и антропология Евразии. 2002. Т 1. Вып. 9. С. 2—5.

Adams R. P., Pandey R. N. Analysis of *Juniperus communis* and its varieties based on DNA fingerprinting // Biochem. Syst. Ecol. 2003. Vol. 31. P. 1271—1278.

Brzezinska E., Kozlowska M., Stachowiak J. Effect of elevated UV-B radiation on photosynthetic activity in selected coniferous species // Biol. Letters. 2005. Vol. 42. P. 206—207.

Dodd R. S., Poveda M. M. Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis* // Biochem. Syst. Ecol. 2003. Vol. 31. P. 1257—1270.

Humphrey J. W. Introduction of native ground flora species to a pine plantation in NE Scotland // Aspects of Appl. Biol. 1996. Vol. 44. P. 9—16.

Ormsbee P., Bazzaz F. A., Boggess W. R. Physiological ecology of *Juniperus virginiana* in oldfields // Oecologia. 1976. Vol. 23. P. 75—82.

Thomas P. A., El-Barghathi M., Polwart A. Biological flora of the British isles: *Juniperus communis* L. // J. Ecol. 2007. Vol. 95. P. 1404—1440.

Ungerson J., Scherdin G. Photosynthesis and respiration under natural environmental conditions during the winter season in *Pinus silvestris* L., *Picea excels* Link. and *Juniperus communis* L. // Planta. 1965. Vol. 67. P. 136—167.

SUMMARY

The structure and photosynthesis of needles of *Juniperus sibirica* growing in different ecotopes on the western macroslope of the Northern Ural Mountains is studied. The optimum conditions for the growth of *J. sibirica* shoots are noted in exposed sites in the forest belt and montane tundras. The weight fraction of needles in the total biomass increased with altitude. Increase of epidermis and hypodermis thickness, of resin ductus partial volume is marked in the needles of junipers growing in stony places, under sharper changes of temperature and humidity oa air. Differences in the ultrastructure of mesophyll cells and photosynthesis rate in the needles of *J. sibirica* and *J. communis* are shown.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.672

© Е. О. Пунина, Е. В. Мордак

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*)

E. O. PUNINA, E. V. MORDAK. SYNOPSIS OF CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: elizaveta_punina@mail.ru
Поступила 27.12.2005
Окончательный вариант получен 25.05.2009

Приведен конспект рода *Paeonia* во флоре Кавказа, включающий в себя 8 видов и 1 разновидность, относящиеся к типовому подроду, исключая межвидовые гибриды *P.* × *lagodechiana* и *P.* × *majko*. Уточнены сведения о номенклатуре и географическом распространении видов. Даны комментарии по типификации, выбраны лектотипы *P. caucasica* и *P. tenuifolia* var. *biebersteiniana*, неотип *P. mlokosewitschii*. Для флоры России и Кавказа впервые приведен *P. arietina*, для флоры России — *P. macrophylla*. Дан ключ для определения видов; приведены основные синонимы, данные о типах, сведения об экологии, географическом распространении и хромосомных числах.

Ключевые слова: *Paeoniaceae*, *Paeonia*, виды, таксономия, распространение, Кавказ.

Кавказские виды пионов издавна вызывали и продолжают вызывать большой интерес у ботаников и садоводов. Данные разных авторов о численности видов, их объеме и номенклатуре, а также о распределении их в надвидовые таксоны противоречивы.

Род *Paeonia*, согласно F. C. Stern (1946), насчитывает 45 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях Евразии и на западе Сев. Америки. Современный монограф рода J. J. Halda (in Halda, Waddick, 2004) из 200 известных видовых названий признает действительными только 25. Самыми богатыми центрами видового разнообразия рода он считает Средиземноморье и Кавказ.

Н. В. Шипчинский во «Флоре СССР» (1937) привел для Кавказа 10 видов, отнесенных В. Л. Комаровым к 3 рядам. Stern (1946) указал 5 видов с 2 разновидностями, которые он отнес к 2 подсекциям и 3 группам А. А. Гроссгейм (1950) привел 6 видов, Л. М. Кемулариа-Натадзе (1961) — 13 видов, распределенных ею по 3 секциям и 4 сериям. М. С. Успенская (1981, 1987) указывает 8 видов, относящихся к 2 секциям, 2 подсекциям и 3 сериям; 2 вида (*P.* × *lagodechiana* и *P.* × *majko*) она признала межвидовыми гибридами. В работе D.-Y. Hong и S.-L. Zhou (2003) приведено 3 вида и 5 подвидов, которые отнесены к 3 группам. Halda (in Halda, Waddick, 2004) приводит для Кавказа 4 вида с 6 подвидами в 3 секциях и 2 гибрида (*P.* × *chamaeleon* и *P.* × *majko*).

Приведенные данные свидетельствуют о различии взглядов на концепцию вида в роде *Paeonia* (монотипическую и политипическую). Мы согласны с Н. Н. Цвелёвым (2005 : 59), что «трудности при разграничении видов и подвидов у высших растений настолько велики, что отказ многих авторов-ботаников от применения таксона „подвида” нельзя не признать достаточно обоснованным». Введение подвидов вносит еще бóльшую номенклатурную нестабильность. Кроме того, название вида и подвида с их авторами слишком «громоздко», так как занимает часто целую строку. Цвелёв (2005 : 62) справедливо отмечает, что «ранг подвида может быть принят и обычно принимается для слабо морфологически обособленных видов с целью облегчить определение таксонов до вида». Что касается кавказских видов пионов, то совокупность признаков каждого вида и их ареалы, по нашему мнению, не дают оснований сомневаться в их самостоятельности. Определение этих видов по ключу не составляет труда. Однако оговоримся, что речь идет об определении живых растений, а в гербарии при сушке и длительном хранении образцов некоторые виды не сохраняют все свои признаки. В частности, у видов с беловатыми, кремовыми и желтыми цветками окраска лепестков становится однообразно желто-бурой. Изменяются при гербаризации также некоторые признаки листьев. Например, прекрасно различающиеся в живом состоянии (см. Ключ) листья *P. macrophylla* (Albov) Lomak. и *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. после сушки и хранения могут быть неотличимы.

При разграничении видов нельзя не учитывать и данные кариосистематики. Мы считаем, что объединение тетраплоидных видов с различным геномным составом неправомерно. Кариосистематические данные, полученные нами, позволили уточнить видовой состав кавказских пионов (Пунина, 1987, 1989а, б, 2005; Пунина, Александрова, 1992).

Настоящая работа предпринята в связи с изданием коллективной критической сводки «Конспект флоры Кавказа». Она является итогом многолетнего изучения кавказских видов рода *Paeonia* Е. О. Пуниной (1987, 1989а, б, 2005; Пунина, Александрова, 1992). Исследование основано на изучении гербарного материала, хранящегося в Гербариях: LE, WIR, MW, MHA, TBI, W, KBAI, Кавказского государственного заповедника (г. Майкоп), Тебердинского государственного биосферного заповедника (пос. Теберда), а также наблюдениях за растениями в природе и в коллекциях живых растений Ботанических садов С.-Петербурга, Москвы, Тбилиси, и Перкальского арборетума (г. Пятигорск). Проанализированы литературные источники.

По нашим данным, на Кавказе встречается 8 видов и 1 разновидность рода *Paeonia*. Они относятся к типовому подроду травянистых многолетников, которые распределяются по 2 подсекциям типовой секции рода. Из этих 8 видов 3 являются эндемиками и 1 — субэндемиком. *P. wittmanniana* — колхидский эндемик, *P. tomentosa* — гирканский эндемик, *P. mlokosewitschii* — эндемик Вост. Кавказа и Вост. Закавказья. *P. macrophylla* — кавказский субэндемик. При таксонах приведены основные синонимы, сведения о типе, данные об экологии, географическом распространении, числах хромосом (здесь ссылка только на работы Л. П. Жгенти и Е. О. Пуниной), а также необходимые комментарии. Распространение видов на территории Кавказа приводятся по флористическим районам, предложенным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991) и принятым в издании «Конспект флоры Кавказа». В нашей работе эти районы указываются в пределах государств.

PAEONIA L. 1753, Sp. Pl.: 530; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 235.
Lectotypus (Schmitt, 2003 : 183): *P. officinalis* L.

Subgen. *Paeonia*. — *Paeonia* subgen. *Paeon* (DC.) Ser., 1849, Fl. Jard.: 3. — *P.* sect. *Paeon* DC., 1824, Prodr. 1 : 65. — Многолетние травы.
Typus: generis lectotypus.

Sect. *Paeonia*; Успенск., 1987, Бюл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 92, 3 : 84, p. p.; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 47, p. p. — *Paeonia* sect. *Paeon* DC., 1824, Prodr. 1 : 65, p. p.; Н. Буш, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 8; Stern, 1946, Study of *Paeonia*: 1; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 28. — *P.* sect. *Palaearcticae Herbaceae* Huth, 1891, Bot. Jahrb. 14 : 256, p. p.; Успенск., 1987, цит. соч.: 83, emend., p. p., excl. subsect. *Obovatae* Kom. ex Uspensk. — *P.* sect. *Flavonia* Kem.-Nath., 1961, l. c.: 18, p. p.; Halda, 2004, l. c.: 123. — *P.* sect. *Sternia* Kem.-Nath., 1961, l. c.: 35. — *P.* sect. *Tenuifolia* (Stern ex Uspensk.) Halda, 1997. Acta Mus. Richnov., 4, 2 : 27; id. 2004, l. c.: 115. — Нектарный диск слабо выражен или редуцирован.

Typus: generis lectotypus.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *PAEONIA*

1. Конечные сегменты нижних листьев многочисленные — более 100, линейные или ланцетные, 0.8—6(8) мм шир. Цветки красные . . . . 8. *P. tenuifolia.*

+ Конечные сегменты нижних листьев малочисленные (9—16), продолговатые, эллиптические, широкояйцевидные или почти округлые. Цветки другой окраски . . . . 2.

2. Листовые сегменты в числе 12—16(21), узкоэллиптические или продолговатые, часто с заостренной верхушкой, снизу густо опушены длинными волосками, расположенными как по жилкам, так и в промежутках между ними. Черешки листьев и стебли также длинноволосистые. Цветки малиновые. Растения Сев.-Зап. Кавказа . . . . 7. *P. arietina.*

+ Листовые сегменты в числе 9—10(12), эллиптические, широкояйцевидные или почти округлые. Черешки листьев и стебли голые . . . . 3.

3. Цветки розовые или малиновые . . . . 4.

+ Цветки белые, светло-желтые или желтые . . . . 5.

4. Листовые сегменты в числе 9, от широкоэллиптических до почти округлых, по краю волнистые, более или менее кожистые, сверху сизые от воскового налета, снизу бледно-зеленые, с густыми, очень короткими волосками, расположенными только в промежутках между жилками. Лепестки розовые. Тычиночные нити желтые. Завязь с розоватым войлочным опушением; рыльца розовые. Возможно произрастание в Новороссийском р-не . . . . 2. *P. daurica.*

+ Листовые сегменты в числе 9—12, широкоэллиптические или яйцевидные, с ровными краями, редко кожистые, сверху матово-зеленые, реже блестящие, снизу бледно-сизоватые, с редкими короткими волосками, расположенными как по жилкам, так и в промежутках между ними, или голые. Лепестки малиновые или темно-розовые. Тычиночные нити темно-красные. Завязь и плоды с беловатым войлочным опушением, рыльца темно-красные. Изредка встречаются растения с цветками-альбиносами, тогда все части цветка не окрашены . . . . 1. *P. caucasica.*

5. Завязь и плоды голые. Листовые сегменты эллиптические, длиннозаостренные, часто очень крупные (до 25 см дл.), сверху матово-зеленые, морщинистые, снизу сизоватые или сероватые, опушенные только по жилкам длинными волосками. Цветки светло-желтые . . . . 6. *P. macrophylla.*

+ Завязь и плоды войлочно-опушенные . . . . 6.

6. Листовые сегменты по обеим сторонам почти одинаково блестяще-зеленые, снизу опушены только по жилкам длинными волосками. Лепестки молочно-белые. Тычиночные нити в нижней части темно-красные. Рыльца малиновые. Колхидский эндемик . . . . 5. *P. wittmanniana.*

+ Листовые сегменты не блестящие, снизу сизоватые или сероватые. Лепестки желтые . . . . 7.

7. Листовые сегменты обратнояйцевидные, к основанию суженные, сверху сизые от воскового налета, снизу бледно-сизые с густыми, очень короткими волосками, расположенными в промежутках между жилками. Лепестки желтые. Тычиночные нити зеленоватые. Рыльца бледно-розовые. Эндемик Вост. Кавказа и Вост. Закавказья . . . . 2. *P. mlokosewitschii.*

+ Листовые сегменты эллиптические, с округлым или сердцевидным основанием, сверху темно-зеленые, матовые, снизу сероватые или сизоватые, густо опушенные длинными волосками, расположенными как по жилкам, так и в промежутках между ними. Лепестки светло-желтые. Тычиночные нити темно-красные. Рыльца розовые. Изредка встречаются экземпляры с голой завязью и плодами. Гирканский эндемик . . . . 4. *P. tomentosa.*

Subsect. 1. *Foliolatae* Stern, 1946, Study of *Paeonia*: 1; Успенск., 1987, Бюл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 92, 3 : 83. — *P.* sect. *Paeon* DC., 1824, Prodr. 1 : 65, p. p.; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 18, p. p., quoad ser. *Masculae* sensu Stern. —

P. ser. *Obovatae* Kom., 1937, в Шипч., Фл. СССР 7 : 26, descr. ross., p. p., quoad *P. mlokosewitschii*. — *P.* ser. *Corallinae* Kom., 1937, l. c.: 28, descr. ross. — *P.* sect. *Flavonia* Kem.-Nath., 1961, l. c.: 18, p. p., quoad pl. cauc.; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 123. — *P.* subsect. *Flavonia* (Kem.-Nath.) Uspensk., 1987, l. c.: 83. — *P.* subsect. *Foliolatae* ser. *Mascula* Stern ex Uspensk., 1987, l. c.: 83. — *P.* group. *Daurica* Hong a. Zhou, 2003, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 138, descr. engl. — *P.* subsect. *Masculae* (Stern ex Uspensk.) Halda, 2004, l. c.: 63. — Черешок листа цилиндрический, со сплошным кольцом склеренхимы. Листья дважды тройчатые, первичные сегменты (листочки) цельные, корни обычно более или менее моркововидные.

Typus: *P. mascula* (L.) Mill.

1. *P. caucasica* (Schipcz.) Schipcz., 1937, во Фл. СССР 7 : 28; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. Бот. инст. 21 : 30; она же, 1973, во Фл. Груз., изд. 2, 2 : 15; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 270; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 42. — *P. corallina* Retz. var. *caucasica* Schipcz., 1921, Бот. мат. (Ленинград) 2 : 45. — *P. mascula* (L.) Mill., 1768, Gard. Dict.: 1; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 44. — *P. triternata* Pall. ex DC. f. *coriifolia* Rupr., 1869, Mém. Acad. Sci., Pétersb., ser. 7, 15, 2 (Fl. Cauc. 1): 46. — *P. corallina* subsp. *triternata* (Pall. ex DC.) N. Busch, 1901. Матер. фл. Кавк. 3, *3* : 10, cum auct. Boiss., p. p., quoad pl. cauc. — *P. corallina* subsp. *triternata* var. *coriifolia* (Rupr.) N. Busch, 1901. l. c.: 12. — *P. ruprechtiana* Kem.-Nath., 1961, l. c.: 28; ead., 1973, l. c.: 15. — *P. mascula* subsp. *mascula*; P. H. Davis a. Cullen, 1965, in Fl. Turk. 1 : 204, p. p.; C. C. Towns., 1980, Fl. Iraq 4, 2 : 668. — *P. daurica* Jacks. subsp. *coriifolia* (Rupr.) D.-Y. Hong, 2003, in Hong a. Zhou, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 145. — *P. daurica* subsp. *daurica*; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 86, p. p., excl. pl. taur. — ? *P. kavachensis* auct. non Azn.: Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 12; Riedl, 1969, in Rech. f., Fl. Iran. 60 : 2, p. p., quoad pl. Iraq; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 103. — *P. mascula* subsp. *triternata* auct. non (Pall. ex DC.) Stearn et P. H. Davis: Зернов, 2006, Фл. Сев.-Зап. Кавк.: 261, p. p., quoad syn. *caucasica*.

Описан по гербарным материалам с Кавказа («Caucasus» fide Шипчинский, 1921 : 45; точнее, из «Зап. Закавк.» fide Шипчинский, 1937 : 29); lectotypus (Mordak, hoc loco): «Pl. Abchaziae exs. *Paeonia triternata* Pall. Ad marginem sylvae prope Jurjewskoje (Tzebelda) 24/6 III/IV 1902. fl. fr. G. Woronow».

В лесах от нижнего до верхнего лесного пояса. — **Россия:** Зап. Кавк.: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; Сев.-Зап. Закавк.; Зап. Закавк.: Туап.-Адл. — **Грузия:** Зап. Закавк.: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; Центр. Закавк.: Карт.-Ю. Ос., Триал. — Н. Карт.; Вост. Закавк.: Алаз.-Агрич.

Указан для: **Россия:** Центр. Кавк.: В. Тер. (Попов, 1999 : 81).

Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Ливан, сев. Палестина, сев. Ирак).

2n = 10 (Жгенти, 1967; Пунина, 1987, 1989б; Пунина, Александрова, 1992).

Выбранный лектотип тестирован Н. В. Шипчинским XII 1918 как *P. corallina* var. *caucasica*.

Н. В. Шипчинский (см.: Гроссгейм, 1950 : 292) справедливо отметил, что *P. caucasica* не идентичен *P. triternata* (=*P. daurica*) и далек от средиземноморского вида *P. corallina* (=*P. mascula*). Эту же точку зрения разделял В. П. Малеев (1947).

Позднее (Davis, Cullen, 1965) *P. caucasica* был отнесен в синонимы к типовому подвиду европейского вида *P. mascula*. Последующие авторы восстановили самостоятельность *P. caucasica* (Пунина, 1989а, 2005), некоторые — под названием *P. kavachensis* (Riedl, 1969; Успенская, 1981). О самостоятельности *P. caucasica* свидетельствуют данные кариологии. Известно, что расы *P. mascula* — тетраплоиды (2n = 20), а *P. caucasica* — всегда диплоид (2n = 10) (Stern, 1946; см. также Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN), http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.htm); Пунина, 2005).

Одни авторы (Шипчинский, 1937; Кемулариа-Натадзе, 1961; Hong, Zhou, 2003) не признают тождественности *P. caucasica* и *P. kavachensis*. Другие авторы (Гроссгейм, 1950; Davis, Cullen, 1965; Riedl, 1969) не сомневаются в том, что *P. caucasica* конспецифичен с описанным ранее *P. kavachensis* Azn., 1917, Magyar Bot. Lapok 16 : 7 с территории вост. Турции (южный берег оз. Ван), «...distr. de Kavache (exs. 187)», D. Tchitouny. «Вид описан по трем гербарным образцам (цветущие верхушки) культивированных растений...» (Гроссгейм, 1950). Наши поиски типа не увенчались успехом. G. V. Aznavour (1917) обработал небольшую коллекцию, представляющую альбом большого формата с наклеенными на листы картона фрагментами различных растений. Образцы были собраны в районе оз. Ван в период 1901—1908 гг. Mr. D. Tchitouny и сопровождались местными названиями растений. Mr. Dikran Tchitouny (1881—1960) был армянским фольклористом, и, возможно, этот альбом остался где-то в архиве ученого. Мы попытались выбрать неотип *P. kavachensis* из образцов, собранных примерно в locus classicus. Однако из экземпляров (гербарий E), любезно нам присланных, не оказалось образцов, идентичных лектотипу *P. caucasica*.

Некоторые авторы (Hong, Zhou, 2003; Halda, Waddick, 2004) рассматривают *P. caucasica* в качестве подвида *P. daurica* s. l.

По совокупности признаков (см. Ключ) *P. caucasica*, *P. daurica* и остальные «широколистные» кавказские виды пионов, особенно в живом состоянии, достаточно хорошо различаются и не имеют переходных форм. Мы не видим оснований принимать их в ранге подвидов *P. daurica* s. l., как это предлагается в работе D.-Y. Hong и S.-L. Zhou (2003).

Halda (Halda, Waddick, 2004) и А. С. Зернов (2006), следуя Н. А. Бушу (1901), необоснованно объединяют *P. caucasica* с *P. daurica*.

У *P. caucasica* на территории Кавказа в зависимости от экологии (на сухих открытых склонах или под пологом леса) или фазы развития варьируют размер и форма сегментов нижних листьев, степень их кожистости, окраска верхней (обычно зеленая, матовая, реже блестящая) и нижней (обычно сизоватая, реже зеленая) поверхности листочков, а также степень опушенности их нижней поверхности (от более или менее опушенных до абсолютно голых).

Учитывая вариабельность этих признаков, мы полагаем, что выделение *P. ruprechtiana*, описанного на основе forma *coriifolia* Rupr., в отдельный вид необоснованно и относим его в синоним *P. caucasica*. *P. ruprechtiana* Kem.-Nath. описан из Грузии (typus: «Имеретия. Харагоульский р-н. Близ села Парцхнали, в лесу Тхмелари. 18 IV 1916. И. Буачидзе» (TBI!)).

В Зап. Закавказье изредка встречаются растения-альбиносы, у которых все части цветка белые (изученные экземпляры: «Кавказский гос. заповедник. Верховье р. Шахе. Белореченский перевал. 23 V 1973. Г. С. Малышева, А. С. Солодько» (LE!); «Caucasus occidentalis: distr. Sochi, in valle fluminis Macesta, 200 m. 18 IV 1990, leg. P. Vasak». (W!)).

Hong и Zhou (2003), подобно Н. В. Шипчинскому (1937), ограничили ареал *P. caucasica* территорией Кавказа. Однако среди изученных ими образцов цитируются экземпляры с территории современной Турции (из Артвинского округа, который до 1921 г. входил в состав Батумской обл.). Судя по немногочисленным образцам в гербарии LE и описаниям в соответствующих «Флорах», *P. caucasica* встречается не только на территории Турции, но и в перечисленных выше других государствах Юго-Зап. Азии, где этот вид отождествляется с *P. mascula*.

P. caucasica гибридизирует с *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii* и *P. tenuifolia*.

2. *P. daurica* Jacks., 1807, in Andrews, Bot. Repos. 7: tab. 486; P. H. Davis a. Cullen, 1965, in Davis Fl. Turk. 1 : 205; cum auct. Andrews; Крупкина, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 172, cum auct. Andrews. — *P. triternata* Pall. ex DC., 1824, Prodr. 1 : 65; Pall., 1797, Nova Acta Acad. Sci. Petropol. 10 : 312, nom. nud.; Шипч., 1937, во Фл. СССР 4 : 28, cum auct. Pall.; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 33, cum auct. Pall. — *P. corallina* Retz. subsp. *triternata* (Pall. ex DC.) N. Busch, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 10, cum auct. Boiss., p. p., quoad pl. taur. — *P. mascula* (L.) Mill. subsp. *triternata* (Pall. ex DC.) Stearn et P. H. Davis, 1984, Peonies Greece: 107; Akeroyd, 1993. in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 294; Зернов, 2006, Фл. Сев.-Зап. Кавк.: 261, p. p. — *P. daurica* subsp. *daurica*; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 86, p. p., excl. pl. cauc.; Hong et al., 2007, Bot. Journ. Linn. Soc. 154 : 8. — *P. taurica* auct.: Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 44, cum auct. Salisb.; он же, 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 12, cum auct. Andrews; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 103, cum auct. Salisb.

Описан по культивировавшимся в Великобритании растениям, происходящим из Крыма; lectotypus (Hong a. Zhou, 2003: 144 «typus»; Mordak, hoc loco), [Icon.] «Andrews, l. c.: tab. 486».

Возможно нахождение. **Россия:** Сев. Зап. Закавк.: Анап.-Гел.

Указан для: Сев. Зап. Закавк.: Анап.-Гел. (Новороссийск) (Гроссгейм, 1950 : 12, карта 6; Косенко, 1973 : 103).

Общ. распр. Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

2n = 10 (Пунина, Александрова, 1992).

Эпитет «*daurica*», принятый G. Jackson, объясняется, очевидно, опиской садовника, сделанной при переписании этикетки с названием «*taurica*» (Stearn, Davis, 1984).

В издании «H. S. Andrews. The Botanist's Repository...» Andrews выполнил только рисунки растений, а описания видов в разных томах сделаны различными ботаниками (Stafleu, Cowan, 1976 : 51). Так, для 6-го тома, как сообщалось ранее (Мордак, 1971 : 1449), описание растений сделаны A. H. Haworth, и потому следует писать *Paeonia suffruticosa* Haw. 1804, in Andrews... Для 7—10-х томов описания видов составил George Jackson.

Л. М. Кемулариа-Натадзе (1961) привела *P. triternata* (=*P. daurica*) для Новороссийского р-на, но отметила, что типичных образцов в гербариях TBI и LE она не обнаружила, и что он, вероятно, на Кавказе не произрастает. P. H. Davis и J. Cullen (1965) включила Закавказье в общий ареал вида *P. daurica*. Позднее W. T. Stearn и P. H. Davis (1984) стали рассматривать *P. daurica* в ранге подвида *P. mascula* subsp. *triternata* на основании того, что в Анатолии типовой подвид и subsp. *triternata* имеют заходящие морфологические признаки. В Ключе они привели достаточно четкие признаки различия этих подвидов, а также их ареалы.

В последней обработке пионов Кавказа (Hong, Zhou, 2003) принимается *P. daurica* s. l. со всеми пятью «широколистными» пионами в качестве подвидов, исключая для Кавказа типовой подвид. Последнему посвящена отдельная публикация (Hong et al., 2007), где обосновывается перенос *P. daurica* из состава *P. mascula* s. l. (как принималось ранее Stearn, Davis, 1984; Akeroyd, 1993) в состав *P. daurica* s. l. и приводится более широкий по сравнению с ранее известным ареал *P. daurica* subsp. *daurica*.

Мы оставили *P. daurica* в нашем обзоре, так как не исключаем возможности нахождения его в будущем на Сев.-Зап. Кавказе, подобно недавним находкам там широко распространенного в Крыму вида *Galanthus plicatus* Bieb.

3. *P. mlokosewitschii* Lomak. 1897, Тр. Тифл. бот. сада 2 : 282; Н. Буш, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 14; Шипч., 1937, во Фл. СССР 7 : 26; Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 13, p. p., excl. syn. *P. wittmanniana* Stev. var. *tomentosa* Lomak.; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 26; она же, 1973, во Фл. Груз., изд. 2, 2 : 14; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 123. — *P. daurica* subsp. *mlokosewitschii* (Lomak.) D.-Y. Hong, 2003 in Hong, Zhou, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 146, p. p., excl. syn. *P. lagodechiana*.

Описан по выращенным в Тифлисском ботаническом саду растениям, присланным «из мест. Лагодехи от Л. Ф. Млокосевича»; neotypus Mordak, hoc loco: «Caucasus. Kachetia, prope Lagodechy (Лагодехское ущелье) в горах на скалах. 23 IV 1900. 57, G. Mlokosiewicz» (LE!, 2 isoneotipi LE!).

В лесах от среднего до верхнего лесного пояса. — **Россия:** Вост. Кавк.: В. Сулак (Дагестан, верховье р. Аварское Койсу), Ман.-Самур. (Рутульский р-н, сел. Кальял, склон горы Пир). — **Грузия:** Вост. Закавк.: Алаз.-Агрич. (Лагодехи), Иорск.-Шек. (Цители-Цкаройский р-н, окр. с. Квемо Кеди, 25 IV 1985, Е. О. Пунина).

Указан для: **Россия:** Вост. Кавк.: Ман.-Самур. (Сергокалинский р-н, окр. с. Мамааул) (Муртазалиев, Алиев, 2008); **Азербайджан:** Вост. Закавк.: Алаз.-Агрич. (Закаталы) (Hong, Zhou, 2003 : 146).

Общ. распр.: эндемик.

2n = 10 (Жгенти, 1967; Пунина, 1987, 1989; Пунина, Александрова, 1992).

В работе D.-Y. Hong и S.-L. Zhou (2003) типом вида ошибочно указывается образец: «Georgia, Kachetia, near Lagodekhy 9 IV 1901. Mlokosewitch 57 (TBI!, изотипы LE)». Вид описан в 1897 г. по растениям, присланным Л. Ф. Млокосевичем (1831—1909), а гербарные образцы приведенного «типа» собраны в 1901 г. Юрием (Георгием) Млокосевичем и являются топотипами. Hong и Zhou (2003) приводят в качестве синонима *P. daurica* subsp. *mlokosewitschii* описанный из этого же места Лагодехи вид *P. lagodechiana* Kem.-Nath. Однако установлено (Кахеладзе, 1965; Меликян, Аствацатрян, 1971), а позднее подтверждено (Кемулариа-Натадзе, 1980), что *P. lagodechiana* — гибрид двух совместно произрастающих видов: *P. mlokosewitschii* и *P. caucasica*. Он имеет признаки обоих видов и потому не тождествен подвиду *P. daurica* subsp. *mlokosewitschii* и не может рассматриваться как его синоним. Авторы комбинации *P. daurica* subsp. *mlokosewitschii* отнесли к своему подвиду гербарный образец, собранный в Зап. Закавказье на Белореченском перевале (этикетку см.: sub nom. *P. caucasica*), первоначально определенный в 1973 г. Е. В. Мордак как *P. ?wittmanniana*, а затем переопределенный в 1984 г. ею и М. С. Успенской как *P. mlokosewitschii*. В настоящее время он идентифицируется Е. О. Пуниной как *P. caucasica* f. *alba*, так как по всем признакам тождествен *P. caucasica*, но имеет цветки альбиносы. Таким образом, из ареала *P. daurica* subsp. *mlokosewitschii* в понимании Hong и Zhou (2003) следует исключить его местонахождение в Зап. Закавказье. А. Д. Раджи (1981) привела образец из Дагестана (Рутульский р-н, сел. Кальял) как *P. caucasica* ошибочно. Вид легко гибридизирует с *P. caucasica* в природе и в культуре.

4. *P. tomentosa* (Lomak.) N. Busch, 1919, в Фомин и Воронов, Опред. раст. Кавк. и Крыма 2, 4 : 7, quoad nom. (quoad typ.); Шипч., 1937, во Фл. СССР 7 : 30; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 24. — *P. wittmanniana* Stev. var. *tomentosa* Lomak., 1895, Тр. Тифл. бот. сада 1 : 30; Н. Буш, 1919, цит. соч.: 7, cum auct. N. Busch. — *P. wittmanniana* Stev. subsp. *tomentosa* (Lomak.) N. Busch, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 14. — *P. daurica* subsp. *tomentosa* (Lomak.) D.-Y. Hong, 2003 in Hong a. Zhou, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 148. — *P. mlokosewitschii* auct. non Lomak.: Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 13, p. p., excl. pl. Lagodechi; Рзазаде, 1953, во Фл.

Азерб. 4 : 30, p. p., excl. pl. Lagodechi. — *P. wittmanniana* auct. non Hartwiss ex Lindl.: Riedl, 1969, in Rech. f., Fl. Iran., 60 : 4, p. p., quoad pl. Talish et Iran; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 123, p. p., quoad pl. Talish et Iran.

Описан по выращенным в Тифлисском ботаническом саду растениям, собранным А. А. Ломакиным в Азербайджане; typus: «Талыш, лес на горе Нудус-Галаси, 6000', 17 VI 1894. А. Ломакин» (TBI!).

В лесах верхнего лесного пояса. — **Азербайджан:** Талыш.

Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (сев. Иран: пров. Гилян, Мазандеран и Горган).

2n = 20 (Пунина, 1987, 1989; Пунина, Александрова, 1992).

Автор видового таксона Н. А. Буш дал его название в Ключе для определения видов кавказских и крымских пионов. Однако приведенные признаки вида — размер листьев и география (Аджария) — относятся к виду *P. macrophylla*.

H. Riedl (1969) ошибочно синонимизировал *P. tomentosa* (гирканский эндемик) с *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. (колхидский эндемик), также имеющим войлочные плоды. В описании вида он верно отметил, что изредка встречаются растения с голыми плодами. Такие экземпляры обнаружила и Е. О. Пунина («Mazenderan Sang-Deh 30 km SE Pole-Sefid in forest. 2000—2500 m 11 VII 1974, R. Iranshar (W!); там же, ...saxosis calc., 36°05′ N 53°01′ E, 30 V 1975, J. Renz» (W!)). Растения с войлочными плодами Riedl (1969) отнес к типовой разновидности *P. wittmanniana*, а с голыми плодами — определил как *P. wittmanniana* Stev. var. *nudicarpa* Schipcz. Последнее название является синонимом вида *P. macrophylla*, который в Иране не встречается.

Halda (Halda, Waddick, 2004), включив *P. tomentosa* в типовой подвид *P. wittmanniana*, привел ареал последнего, соответствующий ареалам трех видов: *P. wittmanniana*, *P. tomentosa* и *P. macrophylla*. Отличия этих видов указаны нами в Ключе.

Вид является эндемиком Гирканской флористической провинции в понимании А. Л. Тахтаджяна (1978).

5. *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl., 1846, Bot. Reg. 32: tab. 9; Шипч., 1937, во Фл. СССР 7 : 29, p. p., excl. pl. transcauc. orient. et austr., pl. iran.; Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 12, p. p., excl. var. *nudicarpa* et var. *macrophylla*; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст., 21 : 22; она же, 1973, во Фл. Груз., изд. 2, 2 : 13; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 103; Зернов, 2006, Фл. Сев.-Зап. Кавк.: 262. — *P. abchasica* Miscz., 1930 в Гроссг., Фл. Кавк. 2 : 92; Шипч., 1937, цит. соч.: 33. — *P. daurica* subsp. *wittmanniana* (Hartwiss ex Lindl.) D.-Y. Hong, 2003 in Hong a. Zhou, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 146, p. p., excl. pl. imeret., megrel., ratsha-letskhum., svanet. — *P. wittmanniana* subsp. *wittmanniana*; Halda, 1997, Acta Mus. Richnov. 4, 2 : 30; id., 2004, Genus *Paeonia*: 128, p. p., excl. pl. transcauc. orient. et austr., pl. iran. et turk. — *P. tomentosa* auct non (Lomak.) N. Busch: Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 44.

Описан по выращенным в Великобритании растениям, присланным Н. А. Гартвисом (директором Никитского ботанического сада), получившим их от графа М. С. Воронцова, для которого они были собраны в Абхазии («Abcharia», errore) Карлом Витманом, позднее ставшим садоводом в Одессе; lectotypus (Hong, Zhou, 2003 : 144, «typus»; Mordak, hoc loco): [Icon.] «Lindley, 1846, l. c.: tab. 9».

В лесах, на каменистых склонах от предгорий до субальпийского пояса. **Россия:** Зап. Закавк.: Туап.-Адл. — **Грузия:** Зап. Закавк.: Абх.

Общ. распр.: эндемик.

2n = 20 (Жгенти, 1967; Пунина, 1987, 1989; Пунина, Александрова, 1992).

Этот вид вплоть до настоящего времени (Riedl., 1969; Davis et al., 1988; Özhatay et al., 2000; Halda, Waddick, 2004) смешивают с *P. wittmanniana* Stev., 1848, описанным по сборам того же К. Витмана из Месхетии (ущелье Ацхур), а также с видом *P. tomentosa* (*P. wittmanniana* Stev. var. *tomentosa* Lomak.), описанным из Талыша. Кемулариа-Натадзе (1961) впервые установила, что *P. wittmanniana* Stev. является поздним омонимом *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. и предложила для него название *P. steveniana* Kem.-Nath., которое позднее было отнесено в синонимы к *P. macrophylla*. Признаки различия видов *P. wittmanniana*, *P. tomentosa* и *P. macrophylla* указаны в Ключе.

А. А. Гроссгейм (1950) указал для Туапсинско-Адлерского р-на всего одно местонахождение *P. wittmanniana* (сел. Солох-аул, 8 V 1923 W. Steup). В настоящее время известно 29 точек нахождения *P. wittmanniana* на территории от р. Псезуапсе до р. Псоу (Солодько, Кирий, 2002). *P. wittmanniana* является колхидским эндемиком. Указание на произрастание *P. wittmanniana* в Ставропольском крае — Теберда, левый берег р. Кизгыч (Воробьева, Онипченко, 2001; Литвинская, Карпов, 2005) является ошибочным. Эти растения тестированы в 2003 г. Е. О. Пуниной как *P. macrophylla*.

Hong и Zhou (2003) отметили, что плоды у *P. wittmanniana* от голых до войлочно опушенных, а лепестки — от полностью желтых до желтых с розовым пятном в основании. Ареал этого вида, как они полагают, охватывает район Абхазии, Имеретии, Мегрелии, Рача-Лечхуми, Сванетии и прилегающий к Абхазии район России. Мы согласны с данными других авторов (Кемулариа-Натадзе, 1961; Успенская, 1986, 1987), которые признают, что у *P. wittmanniana* плоды войлочно-опушенные. Образцы с голыми плодами, процитированные в статье Hong и Zhou (2003), относятся, согласно работе Кемулариа-Натадзе (1961), к ее виду *P. steveniana* (=*P. macrophylla*). В природе цветки *P. wittmanniana* имеют лепестки молочно-белые, лишь в основании слегка зеленовато-желтоватые. Это выдержанный видовой признак, который часто искажается на рисунках и в описаниях вида. Halda (Halda, Waddick, 2004), как сообщалось в примечании к виду *P. tomentosa*, ошибочно указал ареал типового подвида *P. wittmanniana*. Он отметил, что в Аджарии (Агара) им собрана особо декоративная форма *P. wittmanniana* с бледно-желтыми цветками. В Аджарии *P. wittmanniana* замещается *P. macrophylla*, locus classicus которого — сел. Агара.

P. wittmanniana гибридизирует с *P. caucasica* в местах их совместного произрастания. Присутствие розового цвета у белых лепестков свойственно помесям и не является видовым признаком *P. wittmanniana*, как указывают некоторые авторы (Hong, Zhou, 2003; Зернов, 2006).

6. *P. macrophylla* (Albov) Lomak., 1897, Тр. Тифл. бот. сада 2 : 282; Шипч., 1937, во Фл. СССР 7 : 30; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 19; она же, 1973, во Фл. Груз., изд. 2, 2 : 11; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 43. — *P. corallina* Retz. var. *wittmanniana* Stev. f. *macrophylla* Albov, 1895, Prod. Pl. Colch.: 15. — *P. wittmanniana* Stev., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 3 : 275, non Hartwiss ex Lindl., 1846. — *P. wittmanniana* Stev. f. *macrophylla* (Albov) N. Busch, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 13. — *P. wittmanniana* Stev. subsp. *macrophylla* (Albov) N. Busch, 1901, l. c.: 224. — *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. var. *nudicarpa* Schipcz., 1921, Бот. Матер. (Ленинград) 2 : 44. — *P. steveniana* Kem.-Nath., 1961, l. c.: 20; Кем.-Нат., 1973, цит. соч.: 12. — *P. daurica* ssp. *macrophylla* (Albov) D.-Y. Hong, 2003, in Hong a. Zhou, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 147. — *P. wittmanniana* subsp. *wittmanniana;* Halda, 2004, Genus Paeonia: 128, p. p., excl. pl. Talish et Iran. — *P. wittmanniana* Hartwiss ex

Lindl. subsp. *macrophylla* (Albov) Halda, 1997, Acta Mus. Richnov. 4, 2 : 30; id., 2004, Genus *Paeonia*: 128. — *P. wittmanniana* auct. non Hartwiss ex Lindl.: Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 12, p. p., quoad var. *nudicarpa* et var. *macrophylla*; Колак. 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 45; P. H. Davis et al., 1988, in Davis, Fl. Turk. 10, Suppl.: 22.

Описан из Грузии (Аджария) («Adzharia: m. Czakwis-mta supra pagum Agara, 800—1000 m, 1893, N 156—163, N. Albov»); lectotypus (Hong a. Zhou, 2003 : 147): «Georgia, Adzharia, Mt. Czakwis-Mta, above village Agara, 800—1000 m, 14 VII 1893, N 157, Albov» (G, isolectotypi «paratypi»: 156 G, 161 K).

В лесах всего лесного пояса до субальпийского. — **Россия:** Зап. Кавк.: Уруп.-Теб. (Тебердинский заповедник, левый берег р. Кизгыч, в пихтовых и буковых лесах выше поляны Бага-Тала. 1550—1700 м, 21 VI 1978, Ф. Воробьева, В. Куб. (Верховье р. Кубани, VI 1912, З. Атманских); Зап. Закавк.: Туап.-Адл. (Верховье р. Мзымты, лев. ее приток р. Тихая, 23 IX 1984, пл., А. Солодько). — **Грузия:** Зап. Закавк.: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; Центр. Закавк.: Карт.-Ю. Ос.; Триал.-Н. Карт.; Юго-Зап. Закавк.: Месх.

Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (Турция: вилайеты Ризе и Артвин). Субэндемик.

2n = 20 (Жгенти, 1967; Пунина, 1987, 1989; Пунина, Александрова, 1992).

Кемулариа-Натадзе (1961) полагает, что *P. macrophylla* описан по живым растениям, выращенным из семян, полученных от Н. М. Альбова, как указывает А. А. Ломакин (1897 : 282). Однако типом этого вида является гербарный образец, процитированный выше.

P. wittmanniana Stev. описан из Грузии (Месхетия) («E montibus Cartalinian a prov. Achalziche separantibus, etiam e montosis prov. Azkur retulit hortulanus Wittmann, in convallibus gelidis umbrosis rarius...»); lectotypus (Kem.-Nath., 1961 : 21, «тип»; Mordak, hoc loco): «101 *Paeonia* in umbrosus angustiis montium qui inter Cartaliniae et Achalzich... prope Azkur. Majo» (LE! isolectotypus H, photo LE!). К. А. Мейером на этикетке типа написано определение: «Wittmanniana Hartwiss ex Lindl.» и указан коллектор «Wittmann 1840». Гроссгейм в 1947 г., так же как и К. А. Мейер, определил этот образец, приписав на этикетке «locus classicus». Поэтому во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1950) *P. macrophylla* приведен под названием *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. с типом «Ацкур», относящимся к названию *P. wittmanniana* Stev.

Так как название *P. wittmanniana* Stev. 1848, как мы уже отмечали, является поздним омонимом названия *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. 1846, оно было заменено на новое — *P. steveniana* Kem.-Nath. с тем же типом («Ацкур»). *P. steveniana*, как полагает Кемулариа-Натадзе (1961), отличается от *P. macrophylla* более или менее густым опушением нижней стороны листьев и нешироко раскрытыми цветками с желтыми, а не бледно-желтыми лепестками. Мы считаем, что эти признаки варьируют в пределах изменчивости вида *P. macrophylla*.

М. С. Успенская (1986), подробно изучавшая виды пионов в фазе плодоношения в культуре, не приводит в сводной таблице признаков видов различий между *P. steveniana* и *P. macrophylla*.

Hong и Zhou (2003), изучившие типы *P. steveniana* и *P. macrophylla*, признали их конспецифичность. Однако образцы из некоторых районов Зап. Грузии с голыми плодами, цитируемые при виде *P. steveniana* (Кемулариа-Натадзе, 1961), отнесены ими, как мы полагаем, ошибочно к виду *P. wittmanniana*, имеющим войлочно-опушенные плоды. Образцы же из сев.-вост. Анатолии, принимаемые некоторыми авторами (Davis et al., 1988; Halda, Waddick, 2004) в качестве *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl., они справедливо идентифицировали как *P. macrophylla*. Мы дополнили ареал *P. macrophylla*, приведенный в работе Hong и Zhou (2003), новыми районами для территории России. Halda (Halda, Waddick, 2004) ошибочно относит образцы, собранные у сел. Агара (locus classicus *P. macrophylla*), к типовому подвиду *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. s. l.

Хотя среди тетраплоидных видов пионов с желтыми или белыми цветками этот вид наиболее полиморфный, но такие признаки как голая завязь в сочетании с матовыми серо-зелеными морщинистыми сверху листьями с волосками, расположенными по жилкам на нижней стороне, ясно отличают *P. macrophylla* как от *P. wittmanniana*, так и от *P. tomentosa*.

7. *P. arietina* G. Anderson, 1818, Trans. Linn. Soc. (London) 12 : 275, p. p., excl. β *oxoniensis*; Hong et al., 2008, Taxon 57, 3 : 928. — *P. arietina* α *andersonii* G. Anderson, 1818, l. c.: 275. — *P. mascula* (L.) Mill. subsp. *arietina* (G. Anderson) Cullen et Heywood, 1964, Feddes Repert. 69 : 35; P. H. Davis a. Cullen, 1965, in Davis, Fl. Turk. 1 : 205; Akeroyd, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 294; Halda, 2004, Genus *Paeonia*: 69. — *P. officinalis* auct. non L.: Пунина, 2005, Бот. журн. 90. 2 : 267; Зернов, 2006, Фл. Сев.-Зап. Кавк.: 261.

Описан по культивированным в Англии растениям, предположительно происходящими из Леванта («...we presume it to be a native of the Levant»); neotypus (Hong et al., 2008 : 928): [Turkey, prov. Balikesir, Kaz Daği] «M. Ida: in sylvis circa Kareikos. 22 VI 1883. 459 P. Sintenis» (K, isoneotypi BM, G, LE!).

В сосновых и пихтовых лесах, в березовом редколесье, на скалах верхнего лесного пояса, включая верхнюю границу леса. **Россия:** Зап. Кавк.: Бело-Лаб. (Кавказский гос. заповедник и его охранная полоса, скалы на сев.-вост. склоне горы Нагой Чук, 7 VII 1929, пл., А. И. Лесков, А. П. Русалеев; там же, вершина горы Лохмач, скалы, 3 VI 1935, Н. Эсмонт; там же, правый приток р. Туровой (приток р. Киши), пихтарник, на опушке, 29 VI 1984, А. С. Солодько); Уруп.-Теб. (Карачаево-Черкесия, Тебердинский заповедник, хр. Малая Хатипара, 4 VI 1954, Л. Е. Аренс; там же, на восточном склоне, 1800 м, 3 VI 1962, Ф. Воробьева; там же, на юго-восточном склоне, среди соснового редколесья, 1750 м, 10 VI 1985, Ф. Воробьева; там же, ~1800—1900 м над ур. м., 29 VIII 2003, пл., Е. Пунина, С. Бондаренко; южн. склон хр. Гоначхир, в березовом редколесье, 1900 м, 10 VI 1980, Ф. Воробьева).

Общ. распр.: Южн. (Италия), Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, преимущественно в восточной Анатолии).

2n = 20 (Пунина, 2005).

Название вида — пион баранорогий — дано автором ввиду сходства зрелых дугообразно изогнутых листовок с рогами барана.

Hong с соавт. (2008) отождествили Левант с территорией вблизи Стамбула в Турции: «Levant (near Istanbul, Turkey)». Левант (от французского Levant — Восток) — это общее название стран восточной части Средиземного моря, в узком смысле — Сирии и Ливана (Большая.., 1973).

P. H. Davis, работавший в Гербарии LE в 1959—1960 гг., впервые тестировал гербарный образец 1929 г. как *P. arietina*, но во «Флоре Турции» (Davis, Cullen, 1965) Кавказ не был включен в общий ареал *P. mascula* subsp. *arietina*. D.-Y. Hong, посетивший Гербарий LE в 1999 г., определил этот образец так же, как и Davis, но в работу по кавказским пионам (Hong, Zhou, 2003) этот подвид не включен. Пропустила этот вид и М. С. Успенская (1981).

Для Тебердинского заповедника нами приведены гербарные образцы, просмотренные Е. О. Пуниной в 2003 г. в гербарии заповедника, а также образцы, собранные ею в природе. Для Теберды оба «красноцветковых» пиона (*P. arietina* и *P. cau-*

casica) ранее были приведены под одним названием — *P. mascula* (L.) Mill. (incl. *P. caucasica*) (Воробьева, Онипченко, 2001).

Для территории Кавказа и России *P. arietina* приведен впервые Е. О. Пуниной (1989a, 2005, под названием *P. officinalis* L.). Эти виды, несомненно, очень близки, что подтверждается данными молекулярно-филогенетических исследований (Sang et al., 1995, 1997) и анализом кариотипов (Пунина, 2005). Однако от *P. officinalis*, *P. arietina* отличается числом сегментов нижних листьев (12—16, типично — 15, (Stern, 1946)) или (11—)13—23(—32) (Hong et al., 2008), нежелобчатым черешком листа (Успенская, 1987). У *P. officinalis* сегментов 19 (Stern, 1946), 30 (Akeroyd, 1993), 15—41 (Hong et al., 2008); черешок листа глубоко желобчатый (Успенская, 1987).

В недавней публикации (Hong et al., 2008) приводится точечный ареал *P. arietina*, но без кавказского фрагмента.

По признакам морфологии надземных частей растений *P. arietina* относится к подсекции *Foliolatae*. Но по типу корневой системы, где на корнях имеются запасающие веретеновидные клубни — «корневые шишки» (Пунина, личное наблюдение; Hong et al., 2008), этот вид может быть отнесен к подсекции *Paeonia*.

Данные молекулярно-филогенетических (Sang et al., 1995, 1997) и кариологических (Пунина, 2005) исследований также показывают связь *P. arietina* с видами типовой подсекции.

Subsect. 2. *Paeonia*. — *Paeonia* subsect. *Dissectifoliae* Stern, 1946, Study of *Paeonia*: 1. — *P.* ser. *Fissae* Kom., 1937, в Шипч., Фл. СССР, 7 : 34, descr. ross. — *P.* sect. *Sternia* Kem.-Nath., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 25. — *P.* sect. *Paeonia* ser. *Tenuifolia* Stern ex Uspensk., 1987, Бюл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол. 92, 3 : 84. — *P.* sect. *Tenuifolia* (Stern ex Uspensk.) Halda, 1997, Acta Mus. Richnov. 4, 2 : 27; id. 2004, Genus *Paeonia*: 115. — *P.* group *Tenuifolia* Hong, Zhou, 2003, Bot. Journ. Linn. Soc., 143 : 138, descr. engl. — Черешок листа желобчатый, слой склеренхимы слабо выражен, прерывистый. Листья дважды тройчатые, первичные сегменты глубоко лопастные или глубоко рассеченные на многочисленные доли. Корни обычно с веретеновидными или четкообразными клубнями — «корневыми шишками».

Typus: generis lectotypus.

8. *P. tenuifolia* L., 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1079; id., 1762, Sp. Pl., ed. 2, 1 : 748; Н. Буш, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 8, cum auct. L. 1753, p. p., Шипч. 1937, во Фл. СССР, 7 : 34, cum auct. L. 1762; Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 13; Рзазаде, 1952, во Фл. Азерб. 4 : 30; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 36; она же, 1973, во Фл. Груз., изд. 2, 2 : 19; Тахт., 1966, Фл. Арм. 5 : 7; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 103; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 270; Иванов, 2001, Консп. фл. Ставроп.: 57; Hong a. Zhou, 2003, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 143, p. p. — Зернов, 2006, Фл. Сев.-Зап. Кавк.: 262. — *P. tenuifolia* var. *typica* Schipcz., 1921, Бот. мат. (Ленинград) 2 : 46. — *P. lithophila* Kotov, 1956, Укр. бот. журн. 13, 3 : 49. — *P. carthalinica* Ketzch., 1959, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 21 : 18. — *P. tenuifolia* subsp. *tenuifolia*; Halda, 1997, Acta Mus. Richnov. 4, 2 : 29; id., 2004, Genus *Paeonia*: 115.

Описан из Украины: «Habitat in Ucrania, Gorter fide Linné, 1762 : 748»; lectotypus (Schmitt, 2003 : 187): Herb. Linn N 692.4 (LINN, photo LE!).

Степи, сухие травянистые склоны, заросли кустарников, светлые дубовые леса до среднегорного пояса. — **Россия:** Зап. Предкавк.; Вост. Предкавк.: В. Ставр.; Зап. Кавк: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб. (Армавир, Невинномыск); Центр. Кавк.: В. Кум., Малк.; Вост. Кавк.: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; Сев.-Зап. Закавк.: Анап.-Гел. — **Гру-**

зия: Центр. Закавк.: Карт.-Ю. Ос. (Карт.); Вост. Закавк.: Иорск.-Шек. (Вашлованский нац. парк). — **Азербайджан:** Южн. Закавк.: Мегр.-Зан. (Зан.: Пирчеван).

Приводится для: **Россия:** Вост. Предкавк.: Тер.-Сулак. (Кизлярский и Бабаюртовский районы) (Раджи, 1981 : 42); Цент. Кавк.: В. Тер. (Сев. Осетия, на севере, единично) (Попов, 1999 : 82); Вост. Кавк.: В. Сулак (Хасавюртовский р-н) (Раджи, 1981 : 42). — **Армения:** Южн. Закавк.: Занг (между Кафаном и Чакатеном, близ Нижн. Анда) (Тахтаджян, 1966 : 7).

Общ. распр.: Юго-Вост. и Вост. Европа.

2n = 10 (Жгенти, 1967; Пунина, 1987, 1989; Пунина, Александрова, 1992).

а) *P. tenuifolia* var. *tenuifolia*. — Нижние листья дважды тройчатые, рассечены до основания на многочисленные (более 100) линейные доли 0.8—2(3) мм шир. Обычна.

б) *P. tenuifolia* var. *biebersteiniana* (Rupr.) N. Busch, 1901, Мат. фл. Кавк. 3, 3 : 9, 224; Шипч., 1921, Бот. мат. (Ленинград) 2 : 46. — *P. biebersteiniana* Rupr., 1869, Mém. Acad. Sci. Petérsb. sér. 7, 15, 2 (Fl. Cauc. 1): 47, 288; Шипч., 1937, во Фл. СССР 7 : 35; Гроссг., 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 13; Кем.-Нат., 1961, Тр. Тбил. бот. инст. 21 : 39; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 103; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 270; Иванов, 2001, Консп. фл. Ставроп.: 58. — *P. tenuifolia* subsp. *biebersteiniana* (Rupr.) Takht., 1966, Фл. Арм. 5 : 8. — *P. tenuifolia* subsp. *biebersteiniana* (Rupr.) Halda, 1997, Acta Mus. Richnov. 4, 2 : 29, nom. superfl., id., 2004, Genus *Paeonia*: 115. — *P. hybrida* auct. non Pall.: Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 10; id., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 367. — *P. anomala* var. *intermedia* auct. non (C. A. Mey.) O. et B. Fedtsch.: P. H. Davis, 1959, in sched. LE. — *P. carthalinica* auct. non Ketzch.: Кем.-Нат., 1961, цит. соч.: 38; она же, 1973, во Фл. Груз., изд. 2, 2 : 18 — *P. tenuifolia* auct. non L.: Hong, Zhou, 2003, Bot. Journ. Linn. Soc. 143 : 143, p. p. — Листья рассечены почти до основания на ланцетные доли 3—6(8) мм шир., цветет позднее, чем типовая разновидность. Редка.

Описана по сборам Ф. А. Биберштейна с Сев. Кавказа (окр. Ставрополя «...spec. in Herb. M. Bieb. e promont. sept. Caucasi, imprimis circa Stauropolin»); lectotypus (Mordak, hoc loco): «*Paeonia hybrida*. Ex Caucaso rutheno. [M. Bieberstein] P. Biebersteiniana. R[uprecht]» (LE!).

Встречается вместе с типовой разновидностью в тех же типах растительности. — **Россия:** Зап. Предкавк.: Зап. Ставр.; Вост. Предкавк.: В. Ставр.; Центр. Кавк.: В. Кум., Малк. — **Азербайджан:** Талыш (Ярдымлинский р-н, окр. сел. Чайузи, МНА!).

Приводится для: **Россия:** все районы Северного Кавказа (Галушко, 1978 : 270). — **Грузия:** Центр. Закавк.: Карт.-Ю. Ос. (Карт.) (Кемулариа-Натадзе, 1961 : 29, sub nom. *P. carthalinica*).

Общ. распр.: Юго-Вост. (Крым) и Вост. Европа.

В протологе *P. carthalinica* процитирован тип: «Cartli, p. Tirdznissi, 10 V 1958, N. Ketzchoveli» (TBI! photo LE), однако фотография типа, помещенная здесь же, сделана с другого гербарного экземпляра: «Картли, между селениями Игоити и Ламискана, 15 V 1958, Н. Кецховели» (TBI, LE!). Последний в работе Кемулариа-Натадзе (1961) неправомерно приведен в качестве типа *P. carthalinica*. Признаки, указанные в первоописании *P. carthalinica* (ширина листовых долей 1—3 мм), такие же как и у *P. tenuifolia* s. str. На гербарном экземпляре, с которого сделана фотография, ширина листовых долей заметно больше (5—10 мм в описании Кемулариа-Натадзе, 1961 : 38), что соответствует var. *biebersteiniana*. Хотя Кемулариа-Натадзе (1961) и отметила, что *P. biebersteiniana* отличается от *P. carthalinica* наличием рядов волосков, расположенных по жилкам на верхней стороне долей листа, она все же высказала предположение о возможной тождественности этих видов. Мы согласны с мнением Буша (1901), что наличие волосков или щетинок на верхней стороне листьев у var. *biebersteiniana* «очень непостоянный признак», который не следует рассматривать как таксономический.

В. П. Малеев (1937, 1947) впервые отметил, что ареалы var. *biebersteiniana* и var. *tenuifolia* перекрываются, и эти разновидности различаются лишь шириной конечных долей листьев. По данным Х. Х. Стевена, *P. biebersteiniana* еще цветет, когда *P. tenuifolia* уже полностью отцвел (Ruprecht, 1869). Это подтверждается также цитируемым Бушем (1901 : 224) образцом *P. biebersteiniana* («Между Рождественской и Ставрополем, степь. V. 28. Н. Годе»), на этикетке которого рукой Годе приписано: «цветет 3 неделями позже, чем *P. tenuifolia*».

P. tenuifolia гибридизирует с *P. daurica* и *P. caucasica*.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность Т. В. Егоровой за консультации по некоторым вопросам номенклатуры, Т. И. Джугели (TBI) за перевод на русский язык примечаний к видам *Paeonia*, приведенным во «Флоре Грузии», David J. Harris, Curator (E), а также А. Н. Сенникову, И. Г. Левичеву, А. Н. фон Боку, С. В. Бондаренко, С. А. Литвинской, А. Д. Михееву и И. В. Татанову за помощь в работе.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48184, 06-04-48399, 08-04-00500, 09-04-01469) и частично Программы «Динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большая Советская Энциклопедия / Гл. ред. А. М. Прохоров. М. Изд. 3-е. 1973. Т. 14. С. 234.

Буш Н. А. Ranales // Flora caucasica critica. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1901. Ч. 3. Вып. 3. 256 с.

Воробьева Ф. М., Онипченко В. Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М., 2001. Вып. 99. 100 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 317 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. М.; Л., 1950. Т. 4. 311 с.

Жгенти Л. П. К кариологическому изучению кавказских видов рода *Paeonia* // Научн. конф. молодых научн. работников, посвящ. 800-летию со дня рождения Ш. Руставели. Сокр. тексты докл. Тбилиси, 1967. С. 81—84 (на груз. яз.).

Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.

Кахеладзе Н. А. Вопрос о происхождении вида *Paeonia chamaeleon* Troitzky и его экспериментальный анализ // Вопросы интродукции растений и зеленого строительства. Тбилиси, 1965. Т. 2 (27). С. 75—82 (на груз. яз.), с. 83—84 (рез. на русск. яз.).

Кемулариа-Натадзе Л. М. Кавказские представители рода *Paeonia* L. // Тр. Тбил. бот. инст. 1961. Т. 21. С. 3—51.

Кемулариа-Натадзе Л. М. К вопросу номенклатуры и таксономии *Paeonia chamaeleon* Troitzky и его близких видов // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1980. Вып. 36. С. 22—24.

Литвинская С. А., Карпов И. Б. О произрастании двух редких видов (*Orchis provincialis* Balb. ex DC. и *Paeonia wittmanniana* Hartw.) в Лазаревском районе Черноморского побережья России // Географические исследования Краснодарского края. Сб. научн. тр. Краснодар, 2005. С. 78—84.

Ломакин А. А. Заметка о новых пионах, найденных на Кавказе // Тр. Тифлис. бот. сада. 1897. Вып. 2. С. 281—284.

Малеев В. П. Заметка о гибридном пионе из Крыма // Сов. бот. 1937. № 1. С. 128—130.

Малеев В. П. Сем. *Ranunculaceae* Juss. / Е. В. Вульф. Флора Крыма. М.; Л., 1947. Т. 2. Вып. 1. С. 172—212.

Меликян А. П., Аствацатрян Н. З. Сравнительная анатомия спермодермы представителей рода *Paeonia* L. в связи с их филогенией // Биол. журн. Арм. 1971. Т. 24. № 2. С. 54—60.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Мордак Е. В. Виды *Scilla* Советского Союза. II. Систематика и география // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 10. С. 1444—1458.

Муртазалиев Р. А., Алиев Х. У. О некоторых новых и редких видах Дагестана // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 11. С. 1801—1804.

Попов К. П. Пион кавказский — *Paeonia caucasica* (Schipcz.) Schipcz. // Красная книга Республики Северная Осетия-Алания. Владикавказ, 1999. С. 81.

Попов К. П. Пион тонколистный — *Paeonia tenuifolia* L. // Красная книга Республики Северная Осетия-Алания. Владикавказ, 1999. С. 82—83.

Пунина Е. О. Кариологическое изучение кавказских видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1504—1514.

Пунина Е. О. Кариосистематическое изучение кавказских представителей рода *Paeonia* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989а. 16 с.

Пунина Е. О. Кариологическое изучение кавказских представителей рода *Paeonia* L. (*Paeoniaceae*) при помощи дифференциального окрашивания хромосом методом Гимза // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 3. С. 332—339.

Пунина Е. О. Новый вид пиона для флоры Кавказа и России *Paeonia officinalis* (*Paeoniaceae*) и его кариосистематическое исследование // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 332—339.

Пунина Е. О., Александрова Т. В. Объем хромосом и относительное количество ДНК у кавказских представителей рода *Paeonia* L. // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 16—23.

Раджи А. Д. Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране. Махачкала, 1981. 84 с.

Солодько А. С., Кирий П. В. Красная книга Сочи. Сочи, 2002. Т. 1. Растения и грибы. 149 с.

Тахтаджян А. Л. Сем. *Paeoniaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 7—9.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Тройцкий Н. А. Из наблюдений за некоторыми растительными гибридами // Бот. журн. 1932. Т. 17. № 2. С. 211—226.

Успенская М. С. Пионы (род *Paeonia* L.) флоры СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 21 с.

Успенская М. С. Определение видов рода *Paeonia* L. флоры СССР в фазе плодоношения // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 102—107.

Успенская М. С. Дополнение к системе рода *Paeonia* L. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1987. Т. 92. Вып. 3. С. 79—85.

Цвелёв Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб., 2005. 407 с.

Шипчинский Н. В. Род *Paeonia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 25—29.

Akeroyd J. R. *Paeonia* L. // Flora Europea. Ed. 2. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 192—194.

Aznavour G. V. Etude sur 1 «herbier artistique» Tchitouny // Magyar Bot. Lapok. 1917. Bd 16. S. 1—37.

Davis P. H., Cullen J. *Paeonia* L. // Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 204—206.

Davis P. H., Mill R. R., Kit Tan // Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1988. Vol. 10 (Suppl.). 590 p.

Halda J. J., Waddick J. W. The genus *Paeonia*. Portland, 2004. 228 p.

Hong D.-Y., Zhou S.-L. *Paeonia* (*Paeoniaceae*) in the Caucasus // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 143. N 2. P. 135—150.

Hong D.-Y., Wang X.-Q., Zhang D.-M., Koruklu S. T. *Paeonia daurica* Andrews or *P. mascula* ssp. *triternata* (Pall. ex DC.) Stearn & P. H. Davis (*Paeoniaceae*)? // Bot. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 154. N 1. P. 1—11.

Hong D.-Y., Zhang D.-M., Wang X.-Q. et al. Relationships and taxonomy of *Paeonia arietina* G. Anderson complex (*Paeoniaceae*) and its allies // Taxon. 2008. Vol. 57. N 3. P. 922—932.

Özhatay N., Page M., Sinnott M. Plate 390 *Paeonia turcica* // Cutris's Bot. Mag. Oxford, 2000. Vol. 17. Pt 2. P. 92—98.

Riedl H. *Paeoniaceae* / K. H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1969. N 60. P. 1—6.

Ruprecht F. J. Flora Caucasi. Pars 1 // Mém. Acad. Sci. Pétersb. Ser. 7. 1869. T. 15. N 2. 302 p.

Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F. Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1995. Vol. 92. N 15. P. 6813—6817.

Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of Paeonia (Paeoniaceae) // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 8. P. 1120—1136.

Schmitt E. Typification of the Linnean names in the genus *Paeonia* L. // Candollea. 2003. Vol. 58. N 1. P. 183—188.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic Literature. Ed. 2. Regnum veg. Utrecht, 1976. Vol. 1. 1136 p.

Stearn W. T., Davis P. H. Peonies of Greece. Kefissia, 1984. 133 p.

Stern F. C. A study of genus *Paeonia*. London, 1946. 246 p.

SUMMARY

The critical synopsis of Caucasian species of *Paeonia*, including 8 species and 1 variety, excluding nothospecies *P.* × *lagodechiana* and *P.* × *majko*, all belonging to the type subgenus, is resulted. Changes to their taxonomy, nomenclature and geographic distribution are made. Comments on typification are given, the lectotypes of *P. caucasica*, *P. tenuifolia* var. *biebersteiniana* and the neotype of *P. mlokosewitschii* are designated. For the first time, *P. macrophylla* is cited to Russia, and *P. arietina* to the Caucasus and Russia. The key to species is given, basic synonyms, data on types, ecology and distribution, chromosome numbers are cited.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.26

© Е. А. Судакова, И. Н. Егорова

О НАХОЖДЕНИИ *PERCURSARIA PERCURSA* (*ULVACEAE*, *CHLOROPHYTA*) В МИНЕРАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

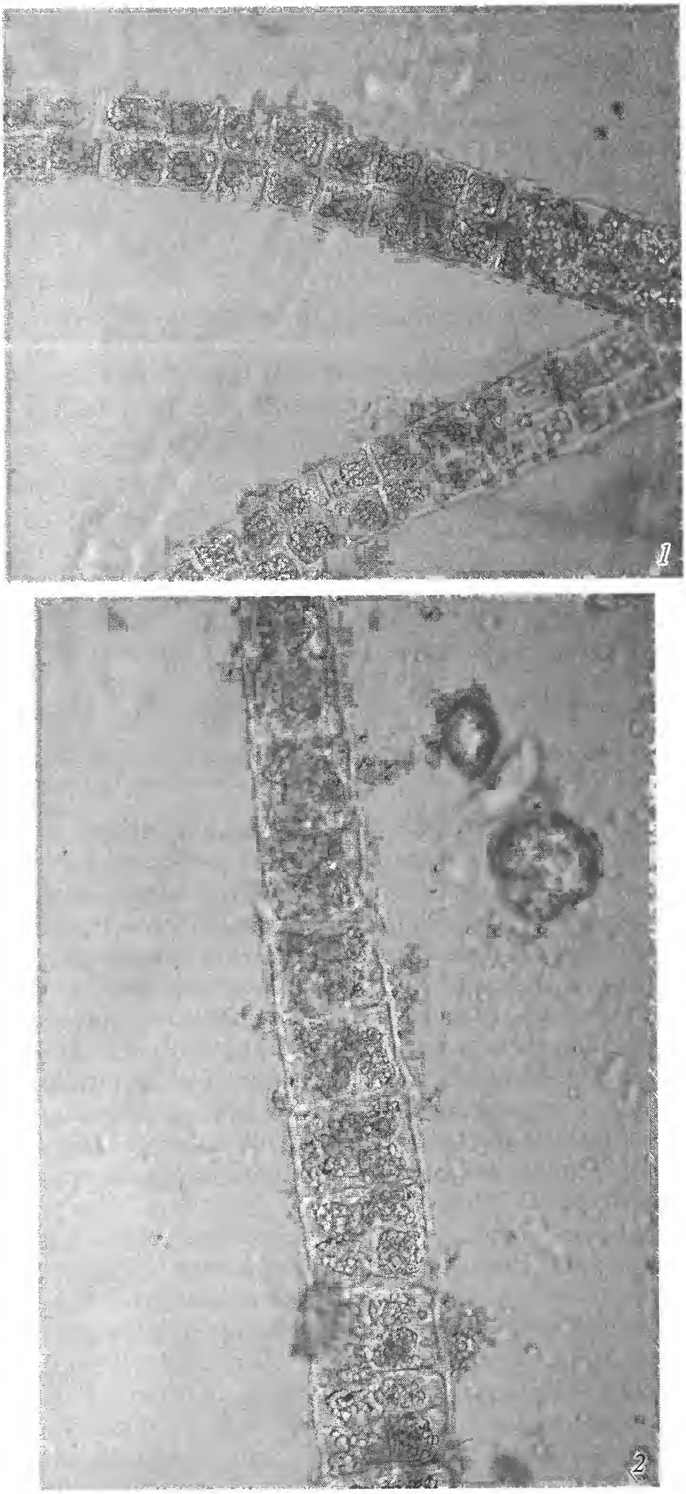
E. A. SUDAKOVA, I. N. EGOROVA. ON THE RECORD OF *PERCURSARIA PERCURSA* (*ULVACEAE*, *CHLOROPHYTA*) IN MINERAL SPRING OF THE CENTRAL SIBERIA

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 132
Факс (3952) 510754
E-mail: patologi@sifibr.irk.ru
Поступила 14.11.2007
Окончательный вариант получен 26.01.2009

Сообщается о находке *Percursaria percursa* в минеральных источниках Центральной Сибири.
Ключевые слова: минеральные источники, *Ulvaceae*, *Percursaria*, Центральная Сибирь.

Летом 2006—2007 гг. нами была исследована альгофлора минеральных источников на севере Иркутской области и Республики Бурятии. В пробах из Ключевского источника на правом берегу р. Киренги у северо-восточной окраины с. Ключи, в оз. Соленое в г. Усть-Кут, в Верхнезаимкинском термальном источнике на левом берегу р. Верхняя Ангара напротив с. Верхняя Заимка и в минеральном источнике на берегу р. Непа вблизи с. Непа обнаружен представитель сем. *Ulvaceae* — *Percursaria percursa* (Ag.) Bory. По литературным данным, вид характеризуется как обитатель опресненных морских побережий (Kornmann, 1956; Калугина, 1959; Polderman, 1975). Известны немногочисленные находки в континентальных водоемах Евразии и Северной Америки: в минеральных соленых источниках Западной Богемии в Чехии (Lederer et al., 2000), соленых озерах Боровского заповедника в Казахстане (Воронихин, 1951), в гиперсоленых ручьях в районе оз. Виннипег в Канаде (Londry et al., 2005).

Физико-химические характеристики исследованных нами водоемов следующие. Воды оз. Соленого и Непинского источника являются хлоридными натриевыми рассолами, степень минерализации которых составляет 122.97 и 47.13 г/л, pH — 5.63 и 6.23 соответственно (аналитические измерения проведены О. Г. Лопатовской), температура воды в момент отбора проб 10—12 и 8—10 °С. Хлоридный натриевый состав имеют и воды источника Ключевского, однако степень минерализации здесь значительно меньше — 10.52 г/л, pH — 6.9, температура воды в месте, где найдена водоросль — 12 °С. Состав вод Верхнезаимкинского источника — сульфатный натриевый кремнистый с абсолютным преобладанием сульфатов натрия, степень минерализации колеблется от 0.5 до 1.0 г/л, pH — 8.00, температура воды варьирует в пределах 25—29 °С.



Percursaria percursa (Ag.) Bory.

1 — внешний вид, *2* — формирование двурядного слоевища.

Водоросль образует массовые разрастания в водоемах и по урезу воды, видимые невооруженным глазом. При наращивании биомассы ее скопления отрываются и плавают на поверхности воды. Слоевище *Percursaria percursa* состоит из однорядных и двурядных неразветвленных нитей, прикрепляется к дну длинной ризоидной клеткой. Клетки прямоугольные, толстостенные, (8)10—11 мкм шир., 16—20 мкм дл. (см. рисунок). По описанию, длина клеток может быть до 3 раз больше ширины (Мошкова, Голлербах, 1986). Как исключение, в образцах из оз. Соленое были отмечены нити с клетками 40 мкм дл. На поперечном срезе слоевище овальной формы, состоящее из двух полукруглых клеток. Хлоропласт пластинчатый, заполняет почти всю полость клетки. С возрастом окраска хлоропласта из зеленой превращается в рыжеватую, затем он обесцвечивается.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность А. С. Плешанову за организацию экспедиций, А. В. Галемзяновой за сборы альгофлоры в источнике вблизи с. Непа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронихин Н. Н. О некоторых водорослях Боровского заповедника в связи с вопросами о виде у водорослей континентальных водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1951. Т. 3. С. 217—220.

Калугина А. А. Новые водоросли для Белого моря // Бот. мат. отд. споровых растений БИН АН СССР. 1959. Вып. 12. Сер. 2. С. 176—187.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Зеленые водоросли. Класс улотриксовые. Порядок улотриксовые. Л., 1986. Вып. 10. 360 с.

Kornmann P. Zur Morphologie und Entwicklung von *Percursaria percursa* // Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Vol. 5. 1956. P. 259—272.

Lederer F., Gardavský A., Lukešová A., Kubenková K. Algal flora of mineral spring and pear bogs in the National Reserve Soos in the vicinity of Frantischkovy Lazne. (Chebska panev basin, West Bohemia, Czech Republic) // Algae and extreme environments: Ecology and Physiology. 2000. P. 73.

Londry K. L., Badiou P. H., Grasby S. E. Identification of a marine green alga Percursaria percursa from hypersaline springs in the middle of the North American continent // The Canadian Field-Naturalist. 2005. Vol. 119. N 1. P. 82—88.

Polderman P. J. G. Some notes on the algal vegetation of two brackish polders on texel (The Netherlands) // Aquatic Ecology. 1975. Vol. 9. N 1. P. 23—34.

SUMMARY

First records of *Percursaria percursa* (Ag.) Bory in the Central Siberia are reported.

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4 + 582.261/296 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© С. И. Генкал,[1] М. С. Куликовский,[1] Н. И. Дорофеюк[2]

ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ (*CENTROPHYCEAE*) СФАГНОВОГО БОЛОТА НУР (МОНГОЛИЯ)

S. I. GENKAL, M. S. KULIKOVSKIY, N. I. DOROFEYUK.
THE *CENTROPHYCEAE* FROM THE NUR SPHAGNOUS BOG
(MONGOLIA)

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
[2] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33

Поступила 06.06.2007
Окончательный вариант получен 07.10.2008

В сфагновом болоте Нур (Монголия) выявлено 24 вида центрических диатомовых из родов *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Melosira*, *Pliocaenicus*, *Stephanodiscus*; 8 видов — новые для флоры Монголии и 5 — новые для Хэнтэйского горного района. По количеству видов преобладают представители рода *Aulacoseira*. Предложены две новые таксономические комбинации. Описания видов сопровождаются краткими диагнозами и оригинальными микрофотографиями.

Ключевые слова: *Centrophyceae*, видовой состав, морфология, сфагновое болото, болото Нур, Монголия.

Болотные экосистемы не типичны для аридной Монголии, но играют значительную роль в обеспечении стабильного водного режима обширных территорий, включая водосборные бассейны рек Селенга, Енисей и Амур (Gunin, Vostokova, 2005). Болота Монголии в течение долгого времени не рассматривались как особый объект исследования. Немногочисленные литературные источники XIX и XX вв. содержат классические очерки и отдельные описания болотной растительности, обобщенные в работах Н. В. Павлова (1929) и А. А. Юнатова (1950). Сведения об альгофлоре заболоченных массивов содержатся только в статье Д. Цэцэгмаа и Н. Улзийхутага (1985) и касаются в основном десмидиевых водорослей.

В 2003—2004 гг. совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедицией РАН и АНМ в рамках проекта Global Peatland Initiative (GPI) были проведены исследования по оценке распространения болот, выделению и описанию типов болотных ландшафтов, палеоэкологической характеристике болотных массивов и т. д. Выявленная в результате этих исследований площадь торфяников составляет всего 1.74 % от общей площади страны или 272 000 км^2 (Gunin, Vostokova, 2005). Болотные массивы отмечаются в основном в горно-таежных поясах Хангайско-Хэнтэйского нагорья и отрогов Восточного Саяна, в районе Дархатской котловины и в подгольцовом поясе высокогорий. Наибольшие по площади массивы приурочены к горным долинам в поясе экспозиционной горной лесостепи (Minaeva et al., 2005).

Болото Нур (49°38′ с. ш., 107°48′ в. д.) — самое крупное в Монголии, расположено на абсолютной высоте 1348—1351 м на ур. м., в горно-таежном поясе Хэнтэйской горной страны, в северной его части, на территории сомона Худэр. Альгофлора болота ранее не изучалась.

Цель работы — изучение центрических диатомовых водорослей сфагнового болота Нур с использованием современных методов сканирующей электронной микроскопии.

Материал и методика

Материалом послужили пробы (12), отобранные 5 сентября 2003 г. в сфагновом болоте Нур (Монголия) из сфагнового покрова, обрастаний, погруженных в воду растений и родника на болоте. Температура в биотопах, откуда брались пробы, изменялась от 11 до 13 °C, pH 5.5—5.6.

Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S).

Результаты и обсуждение

В изученных пробах выявлено 24 вида центрических диатомовых водорослей, 7 из которых определены до рода. Ниже приводим их краткие описания, оригинальные микрофотографии и данные по распространению.

Aulacoseira alpigena (Grun.) Krammer (табл. I, *1—3*). — *Melosira distans* var. *alpigena* Grun. Створки 5.3—23 мкм в диам., 3.8—12 мкм выс., рядов ареол 12—20 в 10 мкм, ареол в ряду 14—24 в 10 мкм. — В олиготрофных северо-альпийских водоемах.

A. ambigua (Grun.) Sim. (табл. I, *4*). — *Melosira crenulata* var. *ambigua* Grun., *M. ambigua* (Grun.) O. Müll. Створка 7 мкм в диам., 14.3 мкм выс., рядов ареол 16 в 10 мкм, ареол в ряду 13 в 10 мкм. — Преимущественно в мезотрофных и слабо эвтрофных водоемах.

A. italica (Ehr.) Sim. (табл. I, *5—8*). — *Gallionella italica* Ehr., *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. Створки 8.6—36.7 мкм в диам., 6.6—28.6 мкм выс., рядов ареол 11—18 в 10 мкм, ареол в ряду 9—22 в 10 мкм. — В олиготрофных, слабо эвтрофных ацидных водоемах.

Согласно литературным данным, максимальный диаметр створки у этого вида достигает 30 мкм (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Давыдова, Моисеева, 1992; Генкал, 1999). В болоте Нур зафиксирован значительно больший диаметр створок.

A. lacustris (Grun.) Krammer (табл. I, *9*, *10*). — *Melosira lyrata* var. *lacustris* Grun. Створки 10.5—19.3 мкм в диам., 5.7—8.2 мкм выс., рядов ареол 16—20 в 10 мкм, ареол в ряду 22—30 в 10 мкм. — В олиготрофных, слабоминерализованных водоемах.

Новый для флоры Монголии вид.

A. lirata (Ehr.) Ross (табл. II, *1*). — *Gallionela lirata* Ehr., *Melosira lirata* (Ehr.) Kütz., *M. distans* var. *lirata* (Ehr.) O. Müll. Створки 13.6—19.3 мкм в диам., 10—12.1 мкм выс., рядов ареол 7—8 в 10 мкм, ареол в ряду 5—8 в 10 мкм. — Ацидофил.

Новый для альгофлоры Хэнтэйского нагорья вид.

A. nivalis (W. Sm.) Genkal et Kulikovskiy (табл. II, *2*, *3*). — *Melosira nivalis* W. Sm., *M. distans* var. *nivalis* (W. Sm.) Kirchner, *Aulacoseira distans* var. *nivalis* (W. Sm.) Haworth. Створки 7.9—27.8 мкм в диам., 1.5—5 мкм выс., рядов ареол 10—16 в 10 мкм, 2—4 ареолы. — Ацидофил, в низкоминерализованных водоемах.

Новый для флоры Монголии вид.

Aulacoseira nivaloides (Camburn) Genkal et Kulikovskiy stat. nov. (табл. II, *4*).

Basionym: *Melosira distans* var. *nivaloides* Camburn (Camburn et Kingston, 1986: p. 22, pl. 2, figs. 18—23).

Synonym: *Aulacoseira distans* var. *nivaloides* (Camburn) Siver et Kling.

Створки 13.6 мкм в диам., 9.3 мкм выс., рядов ареол 16 в 10 мкм, ареол в ряду 14 в 10 мкм. — В ацидных, низкоминерализованных водоемах.

Новый для флоры Монголии вид.

A. perglabra (Oestr.) Haworth (табл. II, *5*). — *Melosira perglabra* Oestr., *M. distans* var. *perglabra* (Oestr.) Joergensen. Створки 11.4—12.3 мкм в диам., 3 мкм выс., рядов ареол 10 в 10 мкм. — В ацидных, низкоминерализованных водоемах.

Новый для флоры Монголии вид.

A. pfaffiana (Reinsch) Krammer (табл. II, *6*). — *Melosira pfaffiana* Reinsch, *M. distans* var. *pfaffiana* (Reinsch) Grun., *M. distans* var. *africana* O. Müll. Створки 9.5—12.3 мкм в диам., 5.5—9.1 мкм выс., 11—12 рядов ареол в 10 мкм, ареол в ряду 14—18 в 10 мкм. — В олиготрофных водоемах.

Новый для флоры Хэнтэйского нагорья вид.

Aulacoseira septentrionalis (Camburn et Charles) Genkal et Kulikovskiy stat. nov. (табл. II, *7*).

Basionym: *Aulacoseira distans* var. *septentrionalis* Camburn et Charles (Camburn, Charles, 2000: p. 14, pl. 2, figs. 23—30; pl. 35, fig. 1, SEM).

Створки 4—18.6 мкм в диам., 4.5—7.3 мкм выс., рядов ареол 11—16 в 10 мкм, ареол в ряду 15—21 в 10 мкм. — В ацидных, низкоминерализованных водоемах.

Новый для флоры Монголии вид.

A. valida (Grun.) Krammer (табл. II, *8*). — *Melosira crenulata* var. *valida* Grun., *M. italica* var. *valida* (Grun.) Hust., *Aulacoseira italica* var. *valida* (Grun.) Simonsen. Створки 12—27.1 мкм в диам., 13—18.9 мкм выс., рядов ареол 8—12 в 10 мкм, ареол в ряду 13—14 в 10 мкм. — В олиготрофных и дистрофных озерах.

Новый для флоры Хэнтэйского нагорья вид.

Aulacoseira sp. 1 (табл. II, *9*). Створка 15 мкм в диам., рядов ареол 20 в 10 мкм, ареол в ряду 21 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. 2 (табл. III, *1*). Створка 9.5 мкм в диам., 5.5 мкм выс., рядов ареол 20 в 10 мкм, ареол в ряду 18 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. 3 (табл. III, *2*). Створки 9 мкм в диам., 5.7 мкм выс., рядов ареол 18 в 10 мкм, ареол в ряду 24 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. 4 (табл. III, *3*). Створка 7.3 мкм в диам., 5.5 мкм выс., рядов ареол 22 в 10 мкм, ареол в ряду 21 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. 5 (табл. III, *4*). Створка 11 мкм в диам., рядов ареол 16 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. 6 (табл. III, *5*). Створка 4 мкм в диам., 8 мкм выс., рядов ареол 21 в 10 мкм, ареол в ряду 20 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. 7 (табл. III, *6*). Створка 10.7 мкм в диам., 5 мкм выс., рядов ареол 10 в 10 мкм, ареол в ряду 15 в 10 мкм.

Cyclotella arctica Genkal et Charinotov (табл. III, *9*, *10*; IV, *1*). Створки 4.7—13.2 мкм в диам., 16—27 штрихов в 10 мкм.

Вид описан из оз. Эльгыгытгын (Анадырское плоскогорье, Чукотский п-ов) и проявляет сходство с *Cyclotella delicatula* Genkal и *Cyclotella ocellata* Pant. (Генкал, Харитонов, 1996). Позже было показано наличие двух морфотипов у этого вида — «arctica» и «ocellata» (Генкал, Харитонов, 2005). В изученном болоте встречены представители, относящиеся только к морфотипу «arctica». Выявленные в болоте Нур створки *C. arctica* отличаются от описания более низким нижним пределом количества штрихов в 10 мкм (16, а не 24).

Новый для флоры Монголии вид.

C. meneghiniana Kütz. (табл. IV, *2*). — *Surirella melosiroides* Meneghini, *Cyclotella rectangular* Bréb., *C. meneghiniana* car. *rectangulata* Grun., *C. kuetzingiana* Thw., *C. meneghiniana* var. *vogesiaca* Grun., *C. meneghiniana* var. *binotata* Grun., *C. meneghiniana* var. *plana* Fricke, *C. laevissima* van Goor, *C. meneghiniana* var. *laevissima* (van Goor) Hust. Створка 13.6 мкм в диам., 6 штрихов в 10 мкм. — В водоемах всех типов, галофил.

Melosira roeseana var. *dentroteres* (Ehr.) Grun. (табл. IV, *3*, *4*). — *Lyparogyra dentroteres* Ehr. Створки 11.4—20 мкм в диам., рядов ареол 16—20 в 10 мкм, три карипопортулы на лицевой части створки. — Аэрофил. Встречается во влажных мхах, реках, на поверхности скал.

Новый для флоры Монголии вид.

Pliocaenicus costatus (Log., Lupik. et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (табл. IV, *5*). — *Stephanodiscus dubius* subsp. *sibirica* Skabitsch., *S. dubius* var. *arcticus* Seczkina, *Cyclostephanos sibirica* (Skabitsch.) Genkal et Popovsk., *C. costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Lupik., *Pliocaenicus costatus* var. *sibirica* (Skabitsch.) Flower, Ozornina et Kuzmina, *P. costatus* var. *leprindus* (Lupik.) Flower, Ozornina, Kuzmina. Створка 36.7 мкм в диам., 6 штрихов в 10 мкм.

Новый для флоры Монголии вид.

Stephanodiscus hantzschii Grun. (табл. IV, *6*). — *Stephanodiscus hantzschianus* Grun., *S. hantzschii* var. *pusilla* Grun., *S. zachariasii* Brun., *S. hantzschii* var. *zachariasii* (Brun) Fricke, *S. hantzschii* var. *delicatula* A. Cl., *S. pusillus* (Grun.) Kreiger, *S. tenuis* Hust. Створки 20—24.3 мкм в диам., штрихов 7 в 10 мкм. — В эвтрофных водоемах, алкалифил.

Новый для флоры Хэнтэйского нагорья вид.

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möller (табл. IV, *7*, *8*). — *Cyclotella minutula* Kütz., *Stephanodiscus astraea* var. *minutula* (Kütz.) Grun., *S. rotula* var. *minutulus* (Kütz.) Ross et Sims, *S. minutulus* (Kütz.) Round, *S. perforatus* Genkal et Kuzmin. Створки 6—11 мкм в диам., штрихов 10—15 в 10 мкм. — В олиготрофных и мезотрофных водоемах.

Новый для флоры Хэнтэйского нагорья вид.

Заключение

В изученном болоте Нур выявлена богатая флора центрических диатомовых водорослей, сопоставимая с другими изученными сфагновыми массивами (Генкал, Куликовский, 2006; Куликовский, 2007). Многие из обнаруженных представителей *Centrophyceae* — редкие виды с ограниченным распространением, характерные для северных и горных олиготрофных водоемов, из которых 8 новые для флоры Монголии и 5 новые для Хэнтэйского горного района.

По количеству видов в изученном болоте доминирует род *Aulacoseira* с 18 видами (75 % флоры). Преобладание представителей этого рода характерно и для других изученных сфагновых массивов (Куликовский, 2007). Наибольшего развития по численности и по частоте встречаемости в пробах достигали *Aulacoseira alpigena*, *A. septentrionalis*, *A. italica*. Массовое развитие видов *Aulacoseira* сопровождалось в изученном болоте процессом ауксоспорообразования и нами были зафиксированы инициальные створки представителей этого рода (табл. III, *7*, *8*). В роде *Cyclotella* Kütz. выявлено 2 вида. *C. meneghiniana* — широко распространенный вид, занимающий доминирующее положение и в сфагновых массивах (Куликовский, 2007), отмечаемый другими исследователями для подобного типа экосистем (Матвіенко, 1941; Матвиенко, 1950; Прошкина-Лавренко, 1954; Фролова, 1955; Шешукова-Порецкая, 1962; Анисимова и др., 2005). *C. arctica* — впервые приводится для сфагновых болот, ранее вид отмечался только в лентических экосистемах

(Генкал, Харитонов, 1996; Генкал, Трифонова, 2003, 2006; Генкал, Вехов, 2007). В родах *Pliocaenicus* Round et Håkansson и *Melosira* обнаружено по одному таксону, в роде *Stephanodiscus* Ehr. — два. Широко распространенные виды *Stephanodiscus hantzschii* и *S. minutulus* отмечаются и в сфагновых массивах, занимая доминирующее положение в них по частоте встречаемости (Прошкина-Лавренко, 1954; Шешукова-Порецкая, 1962; Генкал, Куликовский, 2006; Куликовский, 2007). В отличие от представителей *Aulacoseira* виды родов *Cyclotella*, *Pliocaenicus*, *Stephanodiscus*, *Melosira* встречены нами в небольшом числе проб единичными створками.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В., Танченко Е. М., Романова О. Л. Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) // Тр. Звенигородской биологической станции. 2006. Т. 4. С. 142—153.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Генкал С. И. Aulacosira italica, *A. valida*, *A. subarctica* и *A. volgensis* sp. nov. (*Bacillariophyta*) в водоемах России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 40—46.

Генкал С. И., Вехов Н. В. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики: Архипелаг Новая Земля и остров Вайгач. М., 2007. 64 с.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1485—1499.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) планктона Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Bacillariophyta малых притоков Ладожского озера. 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 533—538.

Генкал С. И., Харитонов В. Г. Cyclotella arctica (*Bacillariophyta*) — новый вид из озера Эльгыгытгын (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 69—73.

Генкал С. И., Харитонов В. Г. О морфологической изменчивости *Cyclotella arctica* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 19—22.

Давыдова А. И., Моисеева А. И. Род *Aulacoseira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 2. Вып. 2. СПб., 1992. С. 76—85.

Куликовский М. С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 24 с.

Матвіенко А. М. Водорості боліт Харьківскої області // Учен. зап. Харьк. унів. 1941. № 22. С. 19—39.

Матвиенко А. М. Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова // Тр. НИИ биол. Харьк. ун-та. 1950. Т. 13. С. 159—195.

Павлов Н. В. Введение в растительный покров Хангайской горной страны // Предварительный отчет ботанической экспедиции в Северную Монголию за 1926 г. Л., 1929. С. 3—72.

Прошкина-Лавренко А. И. Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец // Тр. Бот. ин-та. Сер. 2. Вып. 9. М.; Л., 1954. С. 105—190.

Фролова I. О. Альгофлора сфагново-осокового болота в околицях м. Киэва // Праци Ботан. саду Київ. держ. ун-та. 1955. Т. 24. С. 155—185.

Цэцэгмаа Д., Улзийхутаг Н. Некоторые новые данные в исследовании водорослей МНР // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. 1987 (1985). № 11. С. 51—58.

Шешукова-Порецкая В. С. Диатомовая флора некоторых торфяников побережья Балтики (Эстонская ССР и Калининградская область) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1962. Вып. 49. № 313. С. 137—169.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1950. 224 с.

Camburn K. E., Charles D. F. Diatoms of low-alkalinity lakes in the Northeastern United States. Philadelphia, 2000. 152 p.

Camburn K. E., Kingston J. C. The genus *Melosira* from soft-water lakes with special reference to northern Michigan, Wisconsin and Minnesota // Diatoms and lake acidity. Dordrecht, 1986. P. 17—34.

Gunin P. D., Vostokova E. A. (eds). Ecosystems of Mongolia. Atlas. Moscow, 2005. 48 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: *Centrales, Fragolariaceae, Eunotiaceae* // Süswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; New York, 1991. 576 p.

Minaeva T., Sirin A., Dorofeyuk N. et al. Mongolian mires: from taiga to desert // Stafia 85, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 35, 2005. P. 335—352.

SUMMARY

24 species of *Centrophyceae* from the genera *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Melosira*, *Pliocaenicus*, *Stephanodiscus* were found in the Nur sphagnum bog (Mongolia). 8 species are new to Mongolia, and 5 species are new to the Khentey Mountains. *Aulacoseira* species predominate in the bog. A new status is suggested for 2 species. The species descriptions are accompanied with brief diagnoses and original microphotos.

УДК 582.539 (470+571) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© З. В. Кожевникова, А. Е. Кожевников

ELODEA DENSA (*HYDROCHARITACEAE*) — НОВЫЙ ЗАНОСНЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Z. V. KOZHEVNIKOVA, A. E. KOZHEVNIKOV. *ELODEA DENSA* (*HYDROCHARITACEAE*), A NEW ADVENTIVE SPECIES FOR THE FLORA OF ASIAN RUSSIA

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)31-01-93
E-mail: aka@ibss.dvo.ru; kozhevnikova@ibss.dvo.ru
Поступила 26.12.2007
Окончательный вариант получен 23.04.2008

На юге Дальнего Востока России (г. Владивосток) выявлен новый для флоры Азиатской России (заносный) вид — *Elodea densa* (Planch.) Caspari. Вид происходит из юго-восточной Бразилии, широко используется в качестве аквариумной культуры и часто дичает. Отмечается, что дичают исключительно мужские растения. В обнаруженном месте вид занимает около 2/3 водной поверхности проточного водоема, обильно цветет и проявляет тенденцию к расселению по его акватории. Приводятся описание и диагностические признаки *E. densa*, а также ключ для определения видов *Elodea* флоры России.

Ключевые слова: вид, Дальний Восток, Россия, *Elodea densa*.

Характерным примером группы видов, активно расселяющихся за пределы своего естественного ареала, служат представители рода *Elodea* Michx. из сем. *Hydrocharitaceae* Juss., родина которых — субтропическая и умеренная Америка. Насчитывается около 10 видов элодеи, многие из которых проникли в водные экосистемы Евразии, Австралии и Африки (Цвелёв, 1982; Hitchcock, Cronquist, 1994). Одним из самых известных и наиболее агрессивных инвазионных видов, получившим название «водяной чумы», является *Elodea canadensis* Michx. — двудомный многолетний гидрофит с длинными укореняющимися побегами. За два столетия (с начала XIX в.) этот вид распространился по водоемам евразиатской Голарктики от Ирландии до Восточной Сибири (Жакова, 2004).

До настоящего времени во флоре России *E. canadensis* была единственным представителем этого рода, спорадически распространенным по всей территории европейской части России (Гусев, 1979; Губанов и др., 2002), а также в районах Западной (Тюменская обл.), Средней (Красноярский край) и Восточной (Иркутская обл.) Сибири (Водопьянова, 1979; Тимохина, 1988; Конспект.., 2005). По последним сведениям, элодея канадская отмечена более чем в двух десятках пунктов в южной, средней и северной частей оз. Байкал (Азовский, Чепинога, 2007), где встречается на глубинах до 5, а в некоторых случаях — до 30 м. Вместе с тем во флоре российского Дальнего Востока род *Elodea* отсутствовал. Указание на то, что *E. canadensis* в своем распространении по территории бывшего СССР достигла «берегов Японского моря» (Постовалова, 1966; Жакова, 2004), следует признать ошибочным, так как оно не подтверждено гербарными материалами. Отсутствуют сведения о произрастании этого вида на российском Дальнем Востоке и во всех современных флористических сводках по этому региону (Флора.., 2006).

Осенью 2007 г. в одном из трех входящих в каскад озер парка Минного городка, расположенного в черте г. Владивостока, авторами была обнаружена элодея густолистная — *Elodea densa* (Planch.) Caspari, которая в этот момент цвела. Вид занимает около 2/3 водной поверхности проточного водоема, обильно цветет и проявляет тенденцию к расселению по его акватории (рис. 1). Густые обильные заросли этого растения распространились на площади около 2500—3000 м^2 и произрастают на глубине около 2 м. По устной информации жителей этого района, растение активно цветет здесь уже несколько лет.

Ранее вид *E. densa* в границах бывшего СССР приводился как одичавший для некоторых водоемов Абхазии (Федченко, 1934), С. К. Черепановым (1995) включен в список сосудистых растений России и сопредельных государств в качестве культивируемого растения для Кавказского региона. *E. densa* в Приморском крае является новым видом для флоры Азиатской России, а для флоры Дальнего Востока — новым родом. В большинстве зарубежных и некоторых отечественных флористических работах этот вид в отличие от *E. canadensis* рассматривается в составе

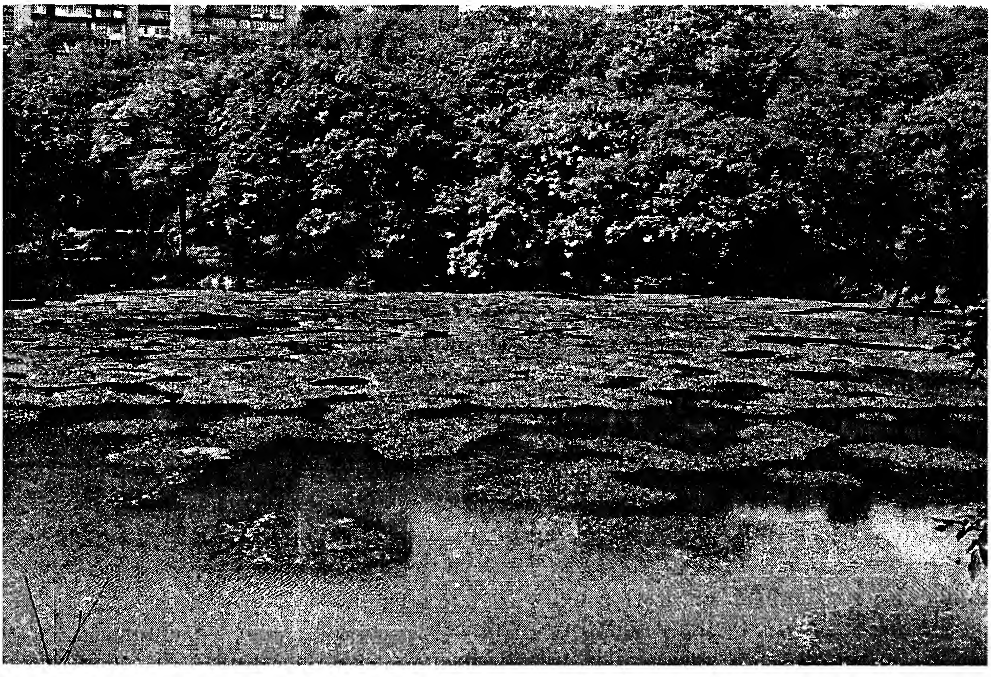


Рис. 1. Водоем с цветущей *Elodea densa*.

другого, очень близкого олиготипного рода — *Egeria* Planch. (John, 1961; Цвёлев, 1982; Cook, Urmi-König, 1984; Hayens, 2000).

Приводим этикетку гербарного образца: «Приморский край, г. Владивосток, парк Минного городка, средний водоем, в воде, 24 IX 2007, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова, № 611-1» (VLA, LE, MW, MHA). Описание *E. densa*, приводимое ниже, составлено по данным авторов и литературным источникам (Hitchcock, Cronquist, 1994; Hayens, 2000).

Elodea densa (Planch.) Caspari 1857, Monatsb. Berl. Acad.: 49. — *Egeria densa* Planch. 1849, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 11: 80. — *Anacharis densa* (Planch.) Marie-Vict. 1931, Contrib. Lab. Bot. Univ. Montreal, 18 : 41. — Элодея густолистная (бразильская элодея).

Многолетнее травянистое облигатно двудомное растение. Стебли длинные, прямые или ветвящиеся, (1)1.5 — 2(3) мм в диам., укореняющиеся. Листья полностью погруженные в воду, сидячие, собраны по (4)5—7(8) в сближенные мутовки, обычно завернутые в виде полуколец. Листовые пластинки темно-зеленые, с обеих сторон равномерно окрашенные, линейные или линейно-ланцетные, 15—30 мм дл. и (1.5)2—3 мм шир., с острой или клиновидной верхушкой, тонко-шиповатые по краю. По бокам центральной жилки отсутствуют ряды углублений. Мужские и женские цветки формируются на разных растениях. Соцветия пазушные, 1—3(4)-цветковые, развиваются внутри покрывала, образованного двумя не сросшимися травянистыми ланцетными прицветниками 8—11 мм дл. и 3—5 мм шир. Околоцветник двойной, трехчленный. Чашелистики 5—6 мм дл. и 2.5—3 мм шир., яйцевидно-овальные, с притупленной верхушкой, зеленые. Лепестки белые, около 10 мм дл., обратно-яйцевидные или широкоовальные, с 2—3 складками в основании. Женские цветки выносятся на поверхность воды сильно удлиняющейся верхушкой завязи. Гинецей из трех плодолистиков, с одногнездной завязью. Мужские цветки (рис. 2, 3) на длинных, 5—8 см дл., тонких, не обрывающихся во время цветения цветоножках, возвышающиеся над водной поверхностью на 1—1.5 см. Тычинок 9, в трех кругах. Тычиночные нити свободные, узкоовальные или веретеновидные, пыльники мелкие, пыльца в монадах. Плоды овальные, гладкие, неровно растрескивающиеся. Семена веретенообразные, слизистые. Цветение (в условиях г. Владивостока) — конец IX—начало X.

Родина — юго-восточная Бразилия. За пределами естественного ареала вид широко распространился благодаря продаже в качестве аквариумной культуры и последующей акклиматизации в природе. В настоящее время он отмечен в Северной, Центральной и Южной Америке, Европе, Африке, Азии, Австралии и Японии.

Размножение ушедших из культуры растений происходит исключительно вегетативным путем. Никаких адаптивных репродуктивных образований вегетативного происхождения (турионов, пазушных луковиц и т. д.) у данного вида отмечено не было, тем не менее вид способен зимовать подо льдом (Cook, Urmi-König, 1984), что наблюдается и в условиях г. Владивостока.

Как и у многих представителей сем. *Hydrocharitaceae*, особи разного пола у растений из рода *Elodea* распространены очень неравномерно. Так, *E. canadensis* в Евразии представлена только женскими экземплярами, тогда как *E. densa* за пределами естественного ареала распространилась натурализацией исключительно особей мужского пола.

Сравнение обоих видов элодеи показало наличие и других существенных отличительных признаков. Виды отличаются размером и количеством листьев в мутовках, типом опыления, структурой и способом распространения пыльцы. Так, для

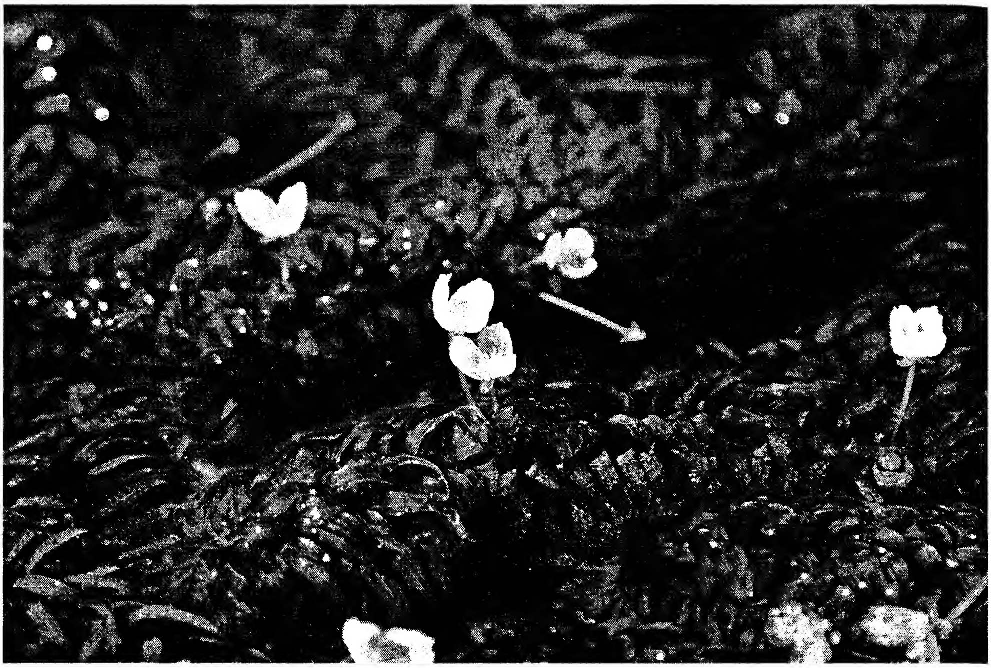


Рис. 2. *Elodea densa* — общий вид растения.

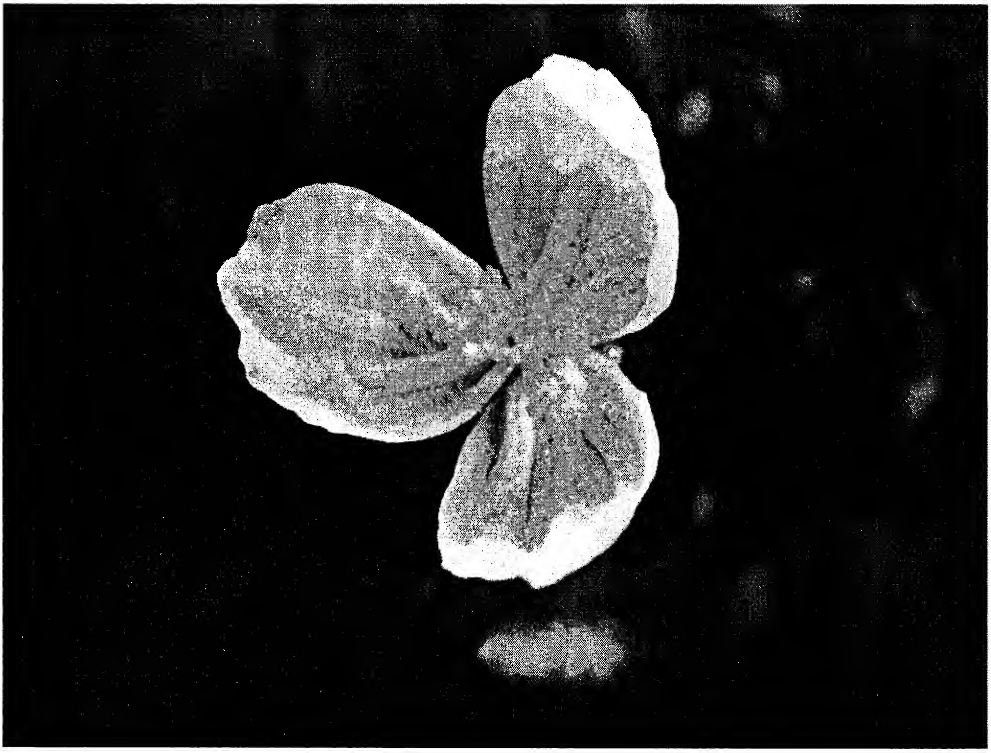


Рис. 3. Тычиночный цветок *Elodea densa*.

E. canadensis характерны преимущественно трехчленные мутовки косо расходящихся листьев, относительно мелкий околоцветник, отрывающиеся во время цветения от растения и свободно плавающие пыльниковые цветки, пыльца в тетрадах, переносимая токами воды или воздуха.

У *E. densa* листья в мутовки собраны по 4 и более, листовые пластинки завернутые полукольцом, цветки с довольно крупным ярким околоцветником, тычиночные цветки во время цветения не отрываются от растения, а выносятся на длинных цветоножках и возвышаются над поверхностью воды. Пыльца в монадах, переносится насекомыми.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ ВИДОВ РОДА *ELODEA*

— Листья в мутовках обычно по 3, расходящиеся до отогнутых наружу, продолговато-яйцевидные до линейно-ланцетных. На территории России вид представлен только женскими растениями с пестичными цветками, развивающимися по 1 в покрывале и достигающими во время цветения поверхности воды (плавающими). . . . . *E. canadensis*

+ Листья в мутовках по (4)5—7(8), линейные или линейно-ланцетные, завернутые в виде полуколец. На территории России вид представлен только мужскими экземплярами с тычиночными цветками, формирующимися по 2—4 в покрывале и во время цветения возвышающимися над поверхностью воды . . . . *E. densa*

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке президиума РАН и ДВО РАН (проекты № 04-1-ОБН-049, 04-2-0-00-012, 06-I-ОБН-094 и 06-II-СО-05-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский М. Г., Чепинога В. В. Высшие водные растения озера Байкал. Иркутск, 2007. 157 с.

Водопьянова Н. С. Сем. Hydrocharitaceae — Водокрасовые // Флора Центральной Сибири. Т.1. Оноклеевые — Камнеломковые. Новосибирск, 1979. С. 68—69.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М., 2002. 526 с.

Гусев Ю. Д. Сем. Hydrocharitaceae Juss. — Водокрасовые // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 167—170.

Жакова Л. В. Канадская элодея — характерный пример инвазии высшего водного растения на территории России // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. С. 98—100.

Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Под ред. К. С. Байкова. Новосибирск, 2005. 362 с.

Постовалова Г. Г. О нахождении *Elodea canadensis* Michx. в Архангельской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 408—409.

Тимохина С. А. Сем. *Hydrocharitaceae* — Водокрасовые // Флора Сибири. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. 200 с.

Федченко Б. А. Сем. Водокрасовые — *Hydrocharitaceae* Aschers // Флора СССР. Т. 1. Л., 1934. С. 295—298.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1—8 (1985—1996 гг.) / Под ред. А. Е. Кожевникова, Н. С. Пробатовой. Владивосток, 2006. 456 с.

Цвелёв Н. Н. Семейство водокрасовые (*Hydrocharitaceae*) // Жизнь растений. Т. 6. М., 1982. С. 17—24.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Cook C. D. K., Urmi-König K. A revision of the genus *Egeria* (*Hydrocharitaceae*) // Aquatic Bot. 1984. Vol. 19. P. 73—96.

Hitchcock C. L., Cronquist A. Flora of the Pacific Northwest. Ed. 9. Seattle; London, 1994. 730 p.

Hayens Robert R. Hydrocharitaceae A. L. de Jussieu // Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North Mexico. New York; Oxford, 2000. Vol. 22. (*Hydrocharitaceae* in Flora on North America — http:/www. efloras.org).

John St. H. Monograph of the genus *Egeria* Planchon // Darwiniana. 1961. Vol. 12. P. 293—307.

SUMMARY

A new species to the flora of Russia *Elodea densa* (Planch.) Caspari is revealed in the southern part of the Russian Far East (Vladivostok). The species is native to the southeastern Brazil, has been widely sold in the aquarium trade, and often becomes established in nature. Only staminate plants have been observed beyond its native range. In the found locality, the species occupies about 2/3 of the water surface, develops abundant flowers and tends to spread over the water area. The description and diagnostic characteristics of *E. densa*, as well as the key for identification of *Elodea* species of Russian flora are given.

УДК 581.95 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© Л. А. Абрамова,[1] Т. И. Варлыгина,[2] В. С. Новиков,[2]
Н. Б. Октябрева,[2] В. Р. Филин,[1] А. Е. Черенков[3]

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА СОЛОВЕЦКИХ ОСТРОВАХ (БЕЛОЕ МОРЕ)

L. A. ABRAMOVA, T. I. VARLYGINA, V. S. NOVIKOV,
N. B. OKTYABREVA, V. R. FILIN, A. E. CHERENKOV.

FLORISTIC FINDINGS ON THE SOLOVETSKY ISLANDS (WHITE SEA)

[1] Московский государственный университет, биологический факультет,
кафедра Высших растений
119992 Москва, Воробьевы горы, д. 1, корп. 12
Факс (495) 939-43-09,
E-mail : lusha2003@mail.ru;
[2] Московский государственный университет, биологический факультет,
Ботанический сад
119992 Москва, Воробьевы горы, д. 1, корп. 2
Факс (495) 939-24-50
[3] Соловецкий филиал ББС Московского государственного университета
Архангельская область, Б. Соловецкий, ул. Заозерная, 17—6

Поступила 23.01.2008
Окончательный вариант получен 07.05.2008

В 2004—2007 гг. было обнаружено 10 новых для Соловецких островов видов растений. Отмечены новые местонахождения 11 редких видов, в том числе нескольких видов на северной границе своего распространения. Часть ранее собранных гербарных образцов была переопределена, в результате чего из общего списка флоры исключен *Epipogium aphyllum* Sw.

Ключевые слова: флора, Соловецкие острова, Орхидные, заносные виды.

После публикации «Определителя сосудистых растений Соловецкого архипелага» (Киселева и др., 2005), в котором были обобщены флористические исследования за весь период наблюдений на Соловецких островах, начиная с конца XIX в., интерес к этой своеобразной островной флоре не упал. Исследования, проведенные авторами в 2004—2007 гг., позволили обнаружить на Соловецких островах новые для архипелага виды, выявить новые местонахождения редких видов и оценить современное состояние их популяций.

Большинство сборов сделано на о-ве Большой Соловецкий; в случае, если вид собирался на другом острове, это указывается отдельно. Гербарный материал хранится в Гербарии биологического факультета МГУ (MW).

Новые виды для Соловецких островов

Carex digitata L. — Единственное местонахождение: «По краю осинника у дороги на лодочную станцию, в основании склона у северной оконечности бывшего песчано-гравийного карьера, 155-й кв., около десятка дерновинок, 26(27) VIII 2006, В. Новиков, Н. Октябрева». Отдельные дерновинки с генеративными побегами, но без плодов. Одна из самых северных точек массового распространения этого вида в Европейской России (Егорова, 1999).

Drosera × obovata Mert. et Koch. — Обнаружен в трех пунктах: 1) «Озеро в 700 м к юго-юго-западу от оз. Печерка, берег озера, влажный сфагнум, мочажина, 31 VIII 2005, Л. Абрамова»; 2) «Оз. Печерка, южный берег озера, сфагновое болото, влажный торф, 31 VIII 2005, Л. Абрамова»; 3) «Озеро между оз. Беседное и оз. Светлый Луч, сплавина вдоль восточного берега, 29 VIII 2005, Л. Абрамова, П. Волкова». Родительские виды широко распространены на островах архипелага, и в местах совместного произрастания, по-видимому, изредка образуют гибрид.

Eriophorum russeolum Fries. — Единственное местонахождение: «Верховое болото слева от насыпи узкоколейки, в районе первого километрового столба, 17 VII 2006, В. Филин»; там же, «мохово-осоковое обводненное болото с западной стороны от бывшей узкоколейки, 1.2 км от поселка, 18 VII 2007, Л. Абрамова». Близость местонахождения к дороге и размещение его в выемке говорят о возможности заносного происхождения вида.

Lotus corniculatus L. s. l. — Несомненно, заносный на Соловецких островах вид, приуроченный к нарушенным местам обитания. Обнаружен пока только в пос. Кремль на Большом Соловецком, первоначально в 2002 г. (на дне отстойника недостроенных очистных сооружений), а в 2006 г. — на обочине объездной дороги, идущей от аэропорта к электростанции.

Lysimachia nummularia L.—«Около радара аэропорта на обочине дороги в Долгую губу, 28 VIII 2007, Л. Абрамова». Редкий вид, распространенный широко в более южных районах. В Карелии известен из окрестностей Ладожского озера (Раменская, 1983; Кравченко и др., 2000). Возможно, был недавно занесен на Соловецкие острова.

Lysimachia vulgaris L. — Заносный вид, обнаруженный в сентябре 2006 г. А. Е. Черенковым слева от дороги, идущей от аэропорта к монастырю, в одном из понижений. Новое местонахождение вида обнаружено на широте 65° с. ш. и лежит вне пределов основного ареала вида, северная граница которого указывается между 64 и 64.5° с. ш. (Седых, 2003). Судя по размеру популяции (всего до 2 кв. метров) и местоположению в нескольких десятках метров от здания аэропорта, занос семенами (видимо, в процессе доставки грузов на Соловки) мог произойти в течение последних 3—5 лет. Размножается здесь вегетативно, ежегодно формируя плагиотропные корневища.

Potentilla erecta (L.) Rausch. — 1) «В сыром березняке вдоль дороги на о-в Большая Муксалма (южная сторона), в 1 км от поселка, среди *Deschampsia cespitosa*, 19 VIII 2005, Л. Абрамова»; 2) «На сенокосном лугу около елово-мелколиственной полосы, 23 VIII 2006, В. С. Новиков, А. Е. Черенков». Ранее не отмечался для архипелага (Киселева и др., 2005). На островах архипелага, по-видимому, редкий вид.

Rhynchospora alba (L.) Vahl. — «Оз. Верхнее Охочье, на мысе около перешейка, на западном берегу, в высохшей мочажине, 24 VIII 2005, Л. Абрамова». В соседних областях встречается достаточно часто (Кравченко и др., 2000), однако на Соловецких островах отмечен впервые.

Subularia aquatica L. — 1) «Западный берег оз. Нижний Перт, небольшой залив, песчаный берег и мелководье озера, среди *Ranunculus reptans*, 23 VIII 2005, Л. Абрамова»; 2) «Оз. Щучье, южный берег, за углом от протоки в оз. Круглое Орлово, у входа в южный залив, песчаное дно, в воде на глубине 20 см, 25 VIII 2005, Л. Абрамова». Вид широко распространен по территории острова в подходящих местообитаниях, но ранее не отмечался (Флора.., 1976, Киселева и др., 2005). В соседних районах встречается нередко (Раменская, 1983; Кравченко и др., 2000).

Специальное исследование орхидных, проведенное в августе 2004 г. старшим научным сотрудником Ботанического сада МГУ Т. И. Варлыгиной, и критическое изучение ранее собранного гербария позволили уточнить состав рода *Dactylorhiza* во флоре Соловецких островов, выявить особенности морфологии и географии отдельных видов. Найден также новый вид для Соловецких островов.

Dactylorhiza traunsteineri (Saut) Soó. — Встречен на о-ве Большая Муксалма: «кв. 162, в южной части центрального болотного массива, по его периферии (в зоне переходного болота), 15 VII 2002, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева; 6 VIII 2004, Т. И. Варлыгина, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева (все экземпляры определены Т. И. Варлыгиной)». Вид был включен в Красную книгу РСФСР (1988) и попал в Перечень объектов, занесенных в Красную книгу РФ (2005). Возможно, вид встречается и на других крупных островах архипелага, прежде всего на Большом Соловецком и Анзере, где широко представлены переходные болота.

Редкие виды для Соловецких островов

Aegopodium podagraria L. — Первоначально этот вид наблюдался В. Н. Тихомировым в 1997 г. в огороде у мыса Толстик, а позднее был обнаружен и в других местах: пос. Кремль, в частности: «В огороде у Филипповской часовни, 20 VIII 1997, В. Тихомиров, В. Новиков, Н. Октябрева, Н. Тихомирова». Позднее сныть была найдена «по левой обочине дороги на причал, в кв. 155, 21 VIII 2006, В. Новиков, Н. Октябрева, Н. Черенкова», а в 2007 г. — «вдоль дороги на Долгую губу, около радара аэропорта, на обочине, 28 VIII 2007, Л. Абрамова». Интересно, что во всех случаях сныть только вегетирует, генеративных побегов мы не обнаружили. Вид занесен на Соловецкие острова, видимо, с семенным картофелем, а способность энергично размножаться вегетативным путем, несомненно, обеспечит сныти дальнейшее расселение по архипелагу (Кравченко, 2002).

Briza media L. — Был известен до последнего времени лишь в двух пунктах: за аэродромом и в кв. 158. В 2006 г. обнаружен на опушке леса вдоль дороги на лодочную станцию в кв. 155. Возможно, расселяется вдоль дорог и по луговым участкам.

Dactylorhiza cruenta (O. F. Muell.) Soó. — В 2004 г. вид был найден на «о-ве Большая Муксалма у речки вблизи горы Фавор, на сфагнуме, в промоинах среди *Carex* *dioica* и *Trichophorum cespitosum*, 6 VIII 2004, Т. И. Варлыгина, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева». Растения были уже в плодах с плохо заметными пятнами на листьях, поэтому для подтверждения определения одно растение было собрано и пересажено в Ботанический сад МГУ, где оно зацвело в 2006 г. Таким образом, было подтверждено предварительное определение вида.

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó. — «О-в Большая Муксалма, у речки вблизи горы Фавор, на сфагнуме, в промоинах среди *Carex dioica* и *Trichophorum cespitosum*, 6 VIII 2004, Т. И. Варлыгина, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева». Найдена, возможно, особая островная форма этого вида. Вся популяция состояла из невысоких особей (высотой 15—20 см), с очень короткими листьями, не превышающими 40—45 мм в дл. и около 10 мм шир., длина соцветия (в плодах) составляла 3—4 см. Листья резко сужены, со слабо выраженным башлычком. Среднее число листьев 4. Число плодов 8—11. Губа цветка слегка лопастная и сильно сложенная.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — «Оз. Щучье, мыс в юго-западной части, песчаная отмель, среди *Ranunculus reptans,* 25 VIII 2005, Л. Абрамова». Ранее приводился для Большого Соловецкого о-ва в озере у Корыта (Захваткин, 1927, Победимова, 1960). Местонахождение озера в настоящее время не ясно, а гербарные сборы оттуда, видимо, отсутствуют. В соседних районах на материке встречается не часто, причем, как правило, в южных районах.

Geum macrophyllum Willd. — Найдено новое местонахождение этого вида: «...узкоколейная дорога на пос. Реболда, недалеко от слияния с новой дорогой на Реболду, сырой участок дороги, 25 VIII 2004, Л. Абрамова». Наблюдается распространение вида по дорогам.

Juncus stygius L. — Ранее вид приводился для грядово–мочажинного болота на о-ве Большая Муксалма без указания конкретного места произрастания. В 2004 г. этот вид был собран: «Б. Муксалма, кв. 162, по промоинам на болоте между озерами, 6 VIII 2004, В. Новиков, Н. Октябрева, Т. Варламова». В 2006 г. при малом количестве осадков было отмечено значительное увеличение численности данного вида на болоте у Фаворской гряды.

Lycopodium clavatum L. — Новые местонахождения на Соловках: 1) «Окрестности пос. Кремль, по краю карьера слева от дороги от лодочной станции к Кремлю, среди берез, 9 VIII 2004, В. Новиков, Н. Октябрева, А. Черенков, Н. Черенкова»; 2) «О. Большая Муксалма, у основания склона Фаворской гряды, обращенного к Архангельскому берегу, 22 VIII 2006, В. Новиков, Н. Октябрева, А. Черенков, Н. Черенкова»; 3) «N 65°05′46″ E 35°46′40″, вдоль старой узкоколейки с восточной стороны, около 500 м перед слиянием с новой дорогой на пос. Реболда, смешанный лес, 15 VIII 2007, Л. Абрамова».

Polypodium vulgare L. — Впервые на Соловецких островах вид был обнаружен в 1890 г. (на о-ве Б. Заяцкий) и в 1904 г. (Б. Соловецкий) без точного указания мест гербарных сборов (LECB). На М. Заяцком о-ве был отмечен в 2003 г. А. Е. Черенковым. Это местонахождение обследовалось в 2004 г. и повторно — в 2006 г. Вид растет здесь в основном по склону юго-юго-западной экспозиции на террасах, составленных камовыми россыпями валунов. Численность особей снижается вниз по склону: на верхнем уступе насчитывается более 150 особей, на нижнем — 12. Среди камней на плакорной части острова численность вида также небольшая: несколько экземпляров обнаружено у триангуляционного знака. Всего нами обнаружено более 300 экз.

Potamogeton perfoliatus L. — «Оз. Лебяжье 2-е, у входа в залив, из которого вытекает протока, на песчаной отмели, 01 IX 2005, Л. Абрамова». Ранее вид был известен только на Анзере в нескольких озерах. С птицами мог попасть в озеро на Б. Соловецком. Возможно нахождение этого вида и в других озерах с подходящими условиями.

Utricularia minor L. — «В 2.3 км от пос. Кремль по узкоколейке, в ручье, 18 VII 2007, Л. Абрамова». Ранее вид отмечался для о-ва Б. Муксалма, на сфагновом болоте. На Б. Соловецком много подходящих для этого растения местообитаний, и находка его не удивительна.

Некоторые гербарные сборы растений из сем. *Orchidaceae* были ранее определены неверно. Так, *Epipogium aphyllum* Sw. оказался растением из другого семейства. Таким образом, этот вид следует исключить из флоры Соловецких островов.

Кроме того, нами был отмечен *Humulus lupulus* L., культивируемый в посадках без укрытия. Здесь он ежегодно цветет, но половозрелых семян, видимо, не образует; самосев не отмечен.

Большинство новых для Соловецких островов видов — это виды заносного происхождения, которые приурочены к пос. Кремль и его окрестностям, что связано с более интенсивным посещением архипелага с июня по сентябрь. В настоящее время налажено регулярное сообщение между Соловками и материком морским и воздушным путями, что, несомненно, способствуют появлению на островах новых видов и распространению заносных растений по архипелагу.

Благодарности

Работа проводилась на территории Соловецкого лесхоза при активной поддержке руководителя филиала Беломорской биологической станции Московского университета Н. Н. Черенковой. Мы благодарим также П. А. Волкову за неоценимую помощь в проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Осоки (Carex L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1999. 772 с.

Захваткин А. А. Соловецкие озера: краткий гидробиологический очерк. Соловки, 1927. 142 с. (Матер. Соловецкого общества краеведения. Вып. 9).

Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Черенков А. Е. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М., 2005. 175 с.

Кравченко А. В. Новые данные о флоре Соловецких островов (Архангельская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 6. С. 59—61.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 592 с.

Перечень объектов, занесенных в Красную книгу РФ, 2005. (Приказ МПР России от 25 октября 2005 № 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)»).

Победимова Е. Г. К изучению флоры побережий беломорских островов // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 2. С. 206—220.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 266 с.

Седых И.Б. Вербейник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 15 / Под ред. В. Н. Павлова. М., 2003. С. 155—175.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. III. 259 с.; 1977. Т. IV. 355 с.

SUMMARY

The flora of Solovetsky Archipelago was investigated properly earlier. But due to increasing of tourism, new plant species appear on the islands. As a result of our research on Solovki in 2004—2007, 10 new species and new localities of 11 rare have been found. Among them there are some species occurring at the northern border of their main distribution range. *Epipogium aphyllum* Sw. is excluded from the checklist of the archipelago flora.

УДК 581.9 (571.64) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 11

© В. Ю. Баркалов,[1] В. В. Якубов,[1] А. А. Таран[2]

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА САХАЛИНЕ И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

V. Yu. BARKALOV, V. V. YAKUBOV, A. A. TARAN. FLORISTIC RECORDS IN SAKHALIN AND THE KURIL ISLANDS

[1] Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Тел. (4232) 310 410
Факс (4232) 310 193
E-mail: barkalov@ibss.dvo.ru
[2] Сахалинский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
г. Южно-Сахалинск
Поступила 30.07.2008
Окончательный вариант получен 18.03.2009

Приводятся новые сведения о 39 видах сосудистых растений флоры Сахалина и Курильских островов. Из них 7 видов (*Silene dichotoma*, *Draba fladnizensis*, *Aizopsis litoralis*, *Artemisia bargusinensis*, *Carex misandra*, *Poa sergievskajae*, *P. urssulensis*) впервые указываются для о-ва Сахалин и 10 видов (*Ophioglossum thermale*, *Chenopodium glaucum*, *Hypericum laxum*, *Salix gracilistyla*, *Epilobium fastigiato-ramosum*, *Galium mollugo*, *Orobanche corulescens*, *Galeopsis tetrahit*, *Juncus mertensianus*, *Eriocaulon kushiroense*) — для Курильских островов. Гербарными сборами с Курил подтверждено распространение *Juncus wallichianus* и *Carex urostachys* на территории России. Выявлены дополнительные местонахождения для редких видов в Сахалинской обл. Для двух видов, указываемых впервые для флоры России, приводятся краткие морфологические описания.

Ключевые слова: флористические находки, сосудистые растения, Сахалин, Курильские острова, Итуруп, Кунашир, Шикотан.

Результаты недавних исследований флоры Сахалина и Курильских островов отражены в ряде публикаций (Takahashi et al., 1997—2000, 2002, 2006; Павлова, 1999; Probatova et al., 2000, 2004, 2006; Баркалов, 2002, 2004, 2007; Fukuda et al., 2002; Еременко, 2003; Баркалов, Еременко, 2003; Баркалов, Таран, 2004; Верхолат и др., 2005; Сабирова, Сабиров, 2007; Баркалов и др., 2006б; Баркалов, Якубов, 2007; Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007, и др.). В 2006 г. было продолжено изучение флоры центральной и южной частей Сахалина перечисленными выше авторами и о-ва Кунашир (В. Ю. Баркалов и В. В. Якубов). В 2007 г. — В. Ю. Баркаловым предпринята поездка на острова Итуруп и Шикотан, а в 2008 г. — на Сахалин. В результате выявлены интересные флористические находки, в том числе новые и редкие виды для Сахалина, Курильских островов и заповедника «Курильский», перечень которых приводится ниже. В него включены также виды из более ранних сборов В. Ю. Баркалова на островах. Названия видов приведены по изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996), с учетом дополнений и изменений (Флора.., 2006). Новых для России (***) — 2 вида, Сахалина (**) — 8, для Курильских островов (*) — 10 и заповедника «Курильский» — 5.

Selaginella helvetica (L.) Spring. Новый вид для флоры заповедника «Курильский», обнаруженный на северо-западном побережье о-ва Кунашир: «.., склон вулкана Руруй, по ручью Дальний, на сырых скалах у водопада, 28 VIII 2006, В. А. Бакалин (№ 35)». На Курильских островах *S. helvetica* указывалась для Шикотана, Кунашира, Итурупа и Урупа (Tatewaki, 1957). В 2000 г. впервые обнаружен В. Ю. Баркаловым еще севернее — на островах Чирпой и Брат Чирпоев, где встречается на разнотравных лугах по морским террасам и каменистым приморским склонам, хотя это растение более характерно для замшелых скал и каменистых россыпей в горнолесном поясе.

**Ophioglossum thermale* Kom. Широко распространенный восточноазиатский вид, известный на российском Дальнем Востоке (РДВ) только с Камчатки (Цвелёв,1991). «Кунашир, окрестности Южно-Курильска, 11 IX 2006, В. Ю. Баркалов (№ 279)». Он обитает в периодически переувлажненных атмосферными осадками понижениях за морскими береговыми песчаными дюнами в сообществе *Comarum palustre* L., *Sanguisorba tenuifolia* Fisch. ex Link, *Drosera rotundifolia* L., *Epilobium maximowiczii* Hausskn., *Lycopus uniflorus* Michx., *Mentha canadensis* L., *Arctanthemum arcticum* (Tzvel.) Tzvel., *Juncus prominens* (Buchenau) Miyabe et Kudo, *J. haenkei* E. Mey., *Polytrichum* sp. Здесь же встречаются единичные кусты *Myrica tomentosa* (DC.) Ashers. et Graebn. и низкорослой *Salix caprea* L. На Камчатке это растение произрастает вблизи горячих источников (Шмаков, 1999).

Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl. Редкий на РДВ вид, занесенный в Красную книгу Сахалинской области, приводился для Сахалина с горы Балаган на Набильском хребте (Вышин, Баркалов, 1989, 1990; Баркалов, Таран, 2005) и горы Три Брата на п-ове Шмидта (Сабирова, Сабиров, 2007). На этом острове обнаружено третье более южное местонахождение: «Сахалин, Смирныховский р-н, дальний отрог горы Вайда в верховье р. Витница, на замшелых скалах у пещеры, 21 VIII 2006, В. Ю. Баркалов (№ 295)».

Adiantum pedatum L. Редкий на Сахалине вид был известен только из трех пунктов на юге острова: в Корсаковском (пос. Лесное) и Невельском (пос. Кузнецово, о-в Монерон) районах (Цвелев, 1991; Баркалов, Таран, 2005; Баркалов и др., 2006б). Выявлен нами гораздо севернее — в Восточно-Сахалинских горах: «Сахалин, Смирныховский р-н, дальний отрог горы Вайда в верховье р. Витница, в еловом лесу с каменной березой у известняковых скал, 21 VIII 2006, В. Ю. Баркалов (№ 294)». Вид занесен в Красную книгу Сахалинской области (2005).

Mecodium wrightii (Bosch) Copel. Редкий вид папоротника, занесенный в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Красную книгу Сахалинской области (2005). На Курильских островах по гербарным материалам *M. wrightii* известен с Итурупа, Кунашира и Шикотана. Ранее (Баркалов, Еременко, 2003) для заповедника «Курильский» этот вид был приведен на основании данных С. С. Харкевича (1988) ошибочно. Имеется лишь единственный сбор этого растения на о-ве Кунашир с территории, не относящейся к заповеднику: «Кунашир, окрестности пос. Горячий Пляж, долина ручья Кислого, 1972, В. Л. Морозов» (VLA). В результате проведенных исследований на Кунашире, в том числе в заповедной части острова, выявлены новые местонахождения: «Подножие вулкана Руруй, ручей Дальний, на сырых затененных скалах, 28 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 47)»; «там же, на крупном замшелом валуне, 30 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 115)»; «Окрестности Южно-Курильска, на замшелом гнилом пне в лесу из ели Глена, редко, 9 IX 2006, В. Ю. Баркалов (№ 254)»; «Близ устья р. Саратовской, темнохвойный лес из ели Глена, В. А. Бакалин, 17 IX 2006 (№ 332)». Дополнительно в 2007 г. собран В. Ю. Баркаловым и В. А. Бакалиным в ряде пунктов на Итурупе (перешеек Лесозаводский) и Шикотане (горы Шикотан и Нотоно, бухта Церковная). По нашим наблюдениям, *M. wrightii* не редкий на Южных Курилах вид, но всюду в местах сбора встречается спорадически небольшими группами и чаще на влажной моховой «подушке» в условиях достаточного затенения.

Rhizomatopteris montana (Lam.) Khokhr. Второе местонахождение вида на о-ве Сахалин: «..., Смирныховский р-н, гора Вайда в верховье р. Витница, замшелые склоны у скал в лесном поясе, спорадически, 20 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 210)»; «там же, дальний отрог горы Вайда, замшелые скалы у входа в пещеру, спорадически, 21 VIII 2006, В. Ю. Баркалов (№ 297)». Ранее он был известен с горы Балаган на Набильском хребте (Вышин, Баркалов, 1989; Цвелёв, 1991). На Сахалине *R. montana* приурочен к известнякам и как редкий вид занесен в Красную книгу Сахалинской области (2005).

Blechnum nipponicum (G. Kunze) Makino. Редкий вид, известный в РФ только с южных Курильских островов. Ранее он приводился для островов Итуруп и Кунашир (Воробьев, 1956; Tatewaki, 1957; Цвелев, 1991), но обнаружен нами также и на о-ве Шикотан: «.., верхнее течение р. Островная, в низкорослом бамбучнике на склоне сопки, очень редко, 25 VIII 2007, В. Ю. Баркалов». Занесен в Красную книгу Сахалинской области (2005).

Thalictrum alpinum L. В списке видов флоры Сахалина (Баркалов, Таран, 2004) этот вид приводится для острова только с п-ова Шмидта. Имеются также более ранние указания его для южной половины Сахалина (Miyabe, Tatewaki, 1935), что подтверждено гербарными сборами в Восточно-Сахалинских горах, хранящимися в Гербарии музея Хоккайдского университета (SAPS): «The upper Rukutama, Shikka District, S. Saghalien, Jul. 30, 1935, M. Kawashima»; «Mt. Kawashima, Shikka District, S. Saghalien, Aug. 3, 1935, S. Sugawara 28195, 28197»; «Mt. Kawashima, Shikka District, S. Saghalien, Jun. 21, 1936, M. Tatewaki, Y. Takahashi 22700». Собран нами в том же районе: «Сахалин, Смирныховский р-н, гора Вайда в верховье р. Витница, 21 VII 2004, А. А. Таран; «там же, задернованный крутой склон в расщелине между скалами, спорадически, 20 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 254)».

Daphniphyllum humile Maxim. ex Franch. et Savat. Для редкого во флоре России вида кустарника, занесенного в Красную книгу Российской Федерации (2008) и «Красную книгу Сахалинской области» (2005) указывается более южное местонахождение на о-ве Кунашир: «.., склон вулкана Руруй, ручей Дальний, образует сплошные заросли в темнохвойном лесу, около 300—400 м над ур. м., 28 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 44)»; «там же, в темнохвойном лесу, около 200—300 м над ур. м., образует густые монодоминантные заросли, 30 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 116)». Ранее *D. humile* указывался для трех пунктов в северной части острова: мыс Докучаева, ручей Докучаева и р. Птичья (Алексеева, 1983; Баркалов, Еременко, 2003). В Гербарии музея Хоккайдского университета (SAPS), хранится гербарный образец с юга Итурупа: «Etorofu, Mt. Peretarubets [Беретарубе], June 1, 1891, K. Jimbo», подтверждающий распространение вида на этом острове.

**Chenopodium glaucum* L. Как показало изучение единственного гербарного образца «Nikishiro, Isl. Kunashiri, M. Nagai, M. Shimamura, Aug. 13, 1929» (SAPS), этот вид указывался для Курильских островов (Tatewaki, 1957) на основании ошибочного определения. На самом деле образец относится к *C. album* L. В монографической обработке дальневосточных марей М. С. Игнатовым (1988) *C. glaucum* не приведен для Курил. Впервые обнаружен нами на о-ве Шикотан: «..., бухта Дельфин, на морском побережье, 31 VIII 2007, В. Ю. Баркалов» (VLA).

**Hypericum laxum* (Blume) Koidz. Восточноазиатский вид, сравнительно недавно приведенный для флоры России из окрестностей горы Голубиный Утес в Хасанском р-не Приморского края (Кожевников, Кожевникова, 2001). Впервые обнаружен на Курильских островах: «Шикотан, гора Плоская, сыроватые щебнисто-мелкоземистые проплешины близ вершины, редко, 27 VIII 2007, В. Ю. Баркалов» (VLA). Это вторая находка вида на территории РФ. Ближайшее местонахождение *H. laxum* на о-ве Хоккайдо (Takita, 2001). Шикотанская популяция вида, как и хасанская, представлена мелкими (до 5 см выс.) однолетними растениями, в то время как в других частях ареала встречается также высокорослая (до 25 см) многолетняя форма.

***Silene dichotoma* Ehrh. Европейско-западносибирский вид, впервые обнаруженный на РДВ: «Сахалин, Ногликский р-н, вблизи устья ручья Дорожный (бассейн р. Джимдан), нарушенные участки у газопровода, 13 IX 2008, В. Ю. Баркалов» (VLA). На о-в Сахалин *S. dichotoma* проникла с семенами злаков, завезенными из Сев. Америки для рекультивации трассы газопровода. Имеет тенденцию к дальнейшему расселению, поскольку нами она наблюдалась на придорожных откосах между пос. Взморье и ж.-д. ст. Тихая. Ближайшее местонахождение вида на о-ве Хоккайдо (List.., 2000), где он также заносный.

***Draba fladnizensis* Wulf. Арктоальпийский циркумполярный вид, распространенный преимущественно в северных районах РДВ. На о-ве Сахалин впервые выявлен в единственном пункте в Восточно-Сахалинских горах: «Набильский хребет, Чамгинский перевал, гора „1511 м" в верховье ручья — притока ключа Хребтовый (бассейн р. Чамгу), на скале близ вершины, редко, 15 VIII 2006, Кен Сато (№ 74)». Ближайшие местонахождения *D. fladnizensis* в Охотии (Беркутенко, 1988) и на Сихотэ-Алине (гора Тардоки-Яни — Баркалов и др., 2006а).

**Salix gracilistyla* Miq. Вид впервые найден на о-ве Кунашир: «.., окрестности Южно-Курильска, на сыроватых участках у дороги, 11 IX 2006, В. Ю. Баркалов (№ 283)». Представляет собой кустарник 1—1.5 м выс. Ранее для Курильских островов *S. gracilistyla* не указывалась (Tatewaki, 1957; Ворошилов, 1982; Недолужко, 1995). Ближайшие местонахождения — на о-ве Хоккайдо (Ohashi, 2001).

Androsace capitata Willd. ex Schult. В монографической обработке дальневосточных представителей рода *Androsace* этот вид указывается на Сахалине только для п-ова Шмидта (Пробатова, 1987). Ранее S. Sugawara (1940) приводил *A. capitata* для двух пунктов в Восточно-Сахалинских горах: верховье р. Песковская и перевал Брусничный, что намного южнее. Это нашло подтверждение и нашими сборами: «Сахалин, Смирныховский р-н, гора Вайда в верховье р. Витница, 21 VII 2004, А. А. Таран»; «там же, на скалах и каменистых склонах, часто, 20 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 223)».

***Aizopsis litoralis* (Kom.) S. Gontsch. (*A. maximowiczii* (Regel) S. Gontsch., *Sedum maximowiczii* Regel). Этот вид выявлен нами на юго-западном побережье о-ва Сахалин: «.., Невельский р-н, в 5 км к югу от Шебунино, на каменистом приморском склоне среди разнотравья, 5 VIII 2004, В. Ю. Баркалов (№ 4539)». В фондах Дальневосточного регионального гербария (VLA) был обнаружен более ранний сбор в том же районе: «Невельский р-н, пос. Шебунино, в 4 км выше по реке, 20 VII 1967, Н. Н. Гурзенков» (VLA) под ошибочным названием *Sedum aizoon*. До сих пор *A. litoralis* приводился только для юга Приморского края (Безделева, 1995; Гончарова, 2006а, б).

Tillaea aquatica L. Вид впервые обнаружен нами на о-ве Шикотан: «...бухта Дельфин, сырые песчано-илистые участки на старой дороге, 31 VIII 2007, В. Ю. Баркалов», что подтверждает его распространение на Курильских островах.

Ранее *T. aquatica* приводилась для о-ва Итуруп (Воробьев, 1956; Tatewaki, 1957), но в монографической обработке рода (Безделева, 1995) для Курильского архипелага она не показана.

**Epilobium fastigiato-ramosum* Nakai Вид выявлен нами на о-ве Шикотан: «.., бухта Звездная, ключевое разнотравно-моховое болотце на морской террасе, часто, 30 VIII 2007, В. Ю. Баркалов». В монографической обработке кипрейных (Скворцов, 1991) для Курильских островов он не указывается. Изредка встречается на соседнем о-ве Хоккайдо (Takita, 2001).

**Galium mollugo* L. Новый для флоры Курильских островов заносный вид, обнаруженный в единственном пункте: «Кунашир, пос. Южно-Курильск, у домов, 27 VII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 1)». До этого на РДВ *G. mollugo* приводился для Приморского края (Петелин, 1991) и сравнительно недавно был обнаружен на о-ве Сахалин (Баркалов, 2004). Находка на Сахалине и Курилах указывает на расширение ареала вида в дальневосточном регионе.

**Orobanche coerulescens* Steph. ex Willd. Вид впервые отмечается для Курильских островов, где выявлен в единственном пункте: «Шикотан, бухта Дельфин, на песчаных приморских дюнах, 31 VIII 2007, В. Ю. Баркалов» (VLA). Ближайшие его местонахождения — на Сахалине (Цвелев, 1996) и Хоккайдо (Takita, 2001).

Phacellanthus tubiflorus Siebold et Zucc. Очень редкий на Сахалине вид, занесенный в «Красную книгу Сахалинской области» (2005). Ранее приводился только для Tôkushi [бывший пос. Крайний] (Sugawara, 1940) и Невельска (Цвелев, 1996) на юго-западе острова. Обнаружено еще два местонахождения *P. tubiflorus* между указанными выше пунктами: «Невельский р-н, в 7 км к югу от Шебунино, устье р. Китосия, в зарослях высокотравья в небольшом распадке, на гумусированной почве, 4 VIII 2004, В. Ю. Баркалов (№ 4520)»; «там же, в 5 км к югу от Шебунино, в зарослях высокотравья у ручья, на каменистом приморском склоне, 5 VIII 2004, В. Ю. Баркалов (№ 4558)». На Сахалине и Курильских островах, вероятно, он связан с корнями белокопытника или лабазника, а не ясеня, как в Приморском крае.

Pinguicula macroceras Pall. Редкий во флоре Кунашира вид впервые обнаружен в заповеднике «Курильский» на его северном участке: «.., склон вулкана Тятя, в сырых расщелинах скал с сочащейся водой, редко, 14 IX 2006, В. Ю. Баркалов (№ 295)». Ранее *P. macroceras* был известен по гербарным сборам В. Ю. Баркалова в 1985 г. из единственного местонахождения на острове: гора «677.4 м» в 4 км южнее Назарово (VLA), не относящегося к заповеднику.

**Galeopsis tetrahit* L. Европейский вид, заносный на РДВ. До сих пор *G. tetrachit* указывался только для Владивостока (Пробатова, 1995; Нечаева, 1998) и Камчатки (Якубов, Чернягина, 2004). Впервые он обнаружен на Курильских островах: «Шикотан, бухта Звездная, в устье ручья на морском побережье, 29 VIII 2007, В. Ю. Баркалов», а также наблюдался нами и в других частях острова. Известен также в Японии (Ohwi, 1965). Вероятно, *G. tetrachit* проник на Курильские острова уже давно, но смешивался японскими коллекторами с близким видом — *G. bifida* Boenn. Так, H. Takeda (1914) для второго вида, приведенного им как *G. tetrahit* L. var. *bifida* Syme, отмечает преимущественно желтую окраску цветков.

***Artemisia bargusinensis* Spreng. Вид впервые выявлен на о-ве Сахалин: «П-ов Шмидта, залив Северный, р. Нала юго-западнее мыса Елизаветы, мелкощебнистые подвижные осыпи на приморском склоне горы, 7 VIII 2001, В. Ю. Баркалов (№ 10316 и 10365)». Ближайшие местонахождения *A. bargusinensis* в Буреинских горах (Коробков, 1992).

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. Впервые об этом виде с Сахалина сообщалось в работе, посвященной числам хромосом (Probatova et al., 2006), по материалам собранным одним из авторов настоящей статьи в Восточно-Сахалинских горах: «Набильский хребет, Чамгинский перевал, гора «1511 м» в верховье ручья — притока ключа Хребтовый (бассейн р. Чамгу), щебнистые россыпи на вершине, 8 VIII 2002, В. Ю. Баркалов (№ 2524)». Позже при повторном посещении той же горы были проведены дополнительные сборы: «там же, кустарничково-каменистая тундра на вершине, спорадически по мерзлотным мелкозёмистым проплешинам, 15 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 131)»; «там же, луговинная тундра на южном склоне, часто, 17 VIII 2006, В. Ю. Баркалов (№ 180)».

Hemerocallis yezoensis Hara. Вид впервые выявлен на заповедной территории о-ва Кунашир: «.., охотская сторона, в устье р. Озерная, на обдуваемом луговом склоне морского берега, часто, 6 IX 2006, В. Ю. Баркалов (№ 230)». Ранее он был известен только из окрестностей Серноводска, относящихся к охранной зоне заповедника «Курильский» (Баркалов, Еременко, 2003).

****Juncus mertensianus* Bong. Высокогорный вид, распространенный вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки, на Алеутских островах, в Скалистых горах (Kischner et al., 2002), а также в горах на Хоккайдо (Ohwi, 1965). Он обнаружен нами в единственном пункте на южных Курильских островах: «Итуруп, пос. Горный, р. Хвойная, на сырых скалистых обнажениях по берегу, редко, 7 VIII 2007, В. Ю. Баркалов». В монографической обработке рода *Juncus* мировой флоры (Kirschner et al., 2002) для Азиатского континента *J. mertensianus* не показан, вероятно, пропущен.

Растение до 15 см выс., с коротким ползучим корневищем. Стебель слегка уплощенный, с 2—3 листьями. Листья цилиндрические, сплюснутые, септатные, но со слабо заметными перегородками, длинно заостренные, у основания с ушками. Цветки в числе 10—25, на коротких цветоножках, собраны на верхушке стебля в пучок до 1.5 см в диам. Листочки околоцветника продолговато-ланцетные, острые, темно-каштановые, наружные слегка длиннее внутренних. Пыльников 6, около 1.5 мм дл., короче тычиночных нитей. Коробочка на верхушке уплощенная, с коротким носиком, заметно короче околоцветника.

Juncus wallichianus J. Gay ex Laharpe. В монографической обработке дальневосточных представителей рода *Juncus* (Новиков, 1985) этот вид приводится в качестве синонима *J. leschenaultii* J. Gay ex Laharpe (= *J. prismatocarpus* R. Br. subsp. *leschenaultii* (Laharpe) Kirschner), что, на наш взгляд, не вполне оправданно. Во флоре Японии оба вида рассматриваются как самостоятельные (Ohwi, 1965) и ранее указывались для южных Курильских островов (Tatewaki, 1957). Они достаточно хорошо отличаются по морфологическим признакам. У *J. wahllichianus* листья щетиновидно свернутые, с более заметными перегородками, пучки более или менее плотные, при плодах не производят впечатления звездчато растопыренных, коробочки продолговато-яйцевидные, на верхушке коротко приостренные и с коротким остроконечием. В отличие от него *J. leschenaultii* характеризуется листьями плоскими, с мало заметными перегородками, пучками звездчато растопыренными при плодах, коробочками продолговатыми, на верхушке постепенно заостренными и семенами более мелкими. Указание *J. walichianus* для о-ва Кунашир (Tatewaki, 1957) подтверждено нашими сборами: «Кунашир, окрестности пос. Горячий Пляж, сырые участки вдоль ЛЭП у ручья Кислого, 10 IX 2006, В. Ю. Баркалов (№ 261)».

В монографии по роду *Juncus* (Kirschner et al., 2002) распространение *J. wallichianus* показано и для Сахалина. Однако в тексте (с. 226) автор отмечает: «указывается для Сахалина или Курильских островов, но материала не видел».

****Eriocaulon kushiroense* Miyabe et Kudo ex Satake. Вид распространен на о-ве Хоккайдо в Японии (Ohwi, 1965; Takita, 2001), где встречается только в провинции Куширо. Впервые он обнаружен нами на Курильских островах: «Шикотан, бухта Дельфин, на болоте, 30 VIII 2007, А. Олейников»; «там же, илистое ложе пересыхающего небольшого озерца, массово. 31 VIII 2007, В. Ю. Баркалов»; «там же, сырые песчано-илистые участки на дороге, 31 VIII 2007, В. Ю. Баркалов»; «Шикотан, бухта Церковная, в луже на старой дороге, часто, 3 IX 2007, В. Ю. Баркалов».

Растение 5—15 см выс. Цветоносы наполовину одеты листовыми влагалищами. Листья узколинейные, 1—1.5 мм шир., с 5 жилками, на верхушке длинно и тонко заостренные. Соцветия-головки, полушаровидные, 2—3 мм выс. и 3—4(5) мм шир., с немногими раздельнополыми цветками, светло-серые, при сушке слегка темнеющие. Листочки обертки широкоэллиптические или яйцевидные, беловатые или светло-серые, но после сушки темнеющие, на верхушке закругленные, равные по длине цветкам. Цветоложе голое или с немногими волосками. Прицветники обратноланцетные, килеватые, на верхушке приостренные или тупые, почти голые (лишь на верхушке и с очень короткими ресничками), оливково-черные. Чашелистики в числе 3, сросшиеся между собой в расщепленное, на верхушке трехлопастное покрывало оливково-черной окраски, снаружи голые, изнутри мельчайше папиллезные. Лепестки пестичных цветков в числе 3, свободные, ланцетные, беловатые, голые. Завязь голая. Рылец 3. Тычиночные цветки с 6 тычинками; пыльники черные. Плод — трехорешек.

Вид очень близкий к *E. sachalinense*, от которого отличается формой чашелистиков пестичных цветков и количеством рылец. У *E. sachalinense* чашелистики сросшиеся по 2 или 3 в покрывало, а рылец 2—3.

***Carex misandra* R. Br. Вид впервые найден на Сахалине: «.., Смирныховский р-н, гора Вайда в верхнем течении р. Витница, сырой тундровый склон у скал, редко, 20 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 261)». Ближайшие местонахождения *C. misandra* в Охотии (Кожевников, 1988).

Carex trautvetteriana Kom. Тундровый вид, обнаруженный на Сахалине сравнительно недавно в окрестностях пос. Известковый (Якубов, Павлова, 1999) и на п-ове Шмидта (Баркалов, 2004; Сабирова, Сабиров, 2007). Нами выявлено третье местонахождение *C. trautvettriana* на острове: «Сахалин, Набильский хребет, Чамгинский перевал, гора „1511 м" в верховье ручья — притока ключа Хребтовый (бассейна р. Чамгу), щебнистая тундра и плитчатые осыпи на южном склоне, часто, В. Ю. Баркалов (№ 181)». Эта находка значительно сокращает разрыв в ареале вида на Сахалине.

Carex urostachys Franch. Редкий во флоре России вид, приуроченный к рыхлым вулканогенным породам. Для РДВ он приводился (Кожевников, 1988; Егорова, 1999) только по литературным сведениям японских авторов, поскольку в отечественных гербариях какие-либо материалы отсутствовали. В музее Хоккайдского университета хранится единственный образец этой осоки с Курильских островов: «Mt. Rausu [вулкан Менделеева], Isl. Kunashiri, M. Tatewaki 3268, Jul. 23, 1923» (SAPS). Указание для Кунашира Л. М. Алексеевой (1983) по сборам А. М. Черняевой: «В 30 км от г. Южно-Курильск по направлению к пос. Тятино, среди зарослей на берегу моря, 24 VIII 1960», судя по экологии, вероятно, относится к *C. gmelinii* Hook. et Arn., у которой верхний колосок также гинекандрический. Нами *C. urostachys* собрана на северном участке заповедника «Курильский»: «Кунашир, вулкан Руруй, на мелкоземистом склоне в верховье ручья Дальний, под нависающими зарослями ольховника и низкорослой каменной березы, 29 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 61)». Для заповедной территории ранее она не указывалась (Баркалов, Еременко, 2003).

Arundinella hirta (Thunb.) Tanaka. Прибрежно-морской вид на юге РДВ, распространенный главным образом в южной половине Приморского края. Для Курильских островов он указывался Н. С. Пробатовой (1985) только по литературным данным. Ранее *A. hirta* приводилась для о-ва Шикотан (Tatewaki, 1957), что нашло подтверждение нашими сборами: «Шикотан, мыс Угловой, луговины на склоне сопки, 27 VIII 2007, А. Олейников», «Шикотан, бухта Дельфин, разнотравная луговина на склоне сопки, у скал, 31 VIII 2007, В. Ю. Баркалов».

Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. Редкий на Сахалине вид, ранее известный из двух пунктов: гора Балаган на Набильском хребте (Вышин, Баркалов, 1989) и п-ов Шмидта (Баркалов, 2004; Сабирова, Сабиров, 2007). Обнаружено новое более южное местонахождение этого злака в Восточно-Сахалинских горах: «Сахалин, Смирныховский р-н, гора Вайда в верховье р. Витница, на известняковых скалах, спорадически, 20 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 238)»; «там же, дальний отрог, на уступах замшелых известняковых скал вблизи пещеры, спорадически, 21 VIII 2006, В. Ю. Баркалов (№ 296)». На Сахалине *E. kronokensis* всюду приурочен к выходам известняковых пород.

Glyceria notata Chevall. Ранее в монографической обработке дальневосточных злаков этот относительно редкий заносный вид указывался только для Александровского и Холмского (пос. Ожидаево) районов на Сахалине (Пробатова, 1985). Выявлено новое более южное местонахождение на острове: «Сахалин, Невельский р-н, нижнее течение р. Китосия, по берегу небольшого водоема у зарастающей дороги в долине, 4 VIII 2004, В. Ю. Баркалов (№ 4500)».

***Poa sergievskajae* Probat. Вид спорадически встречается во многих районах РДВ, но для Сахалина ранее не указывался (Пробатова, 1985, 2006). Он обнаружен нами в средней части острова: «Сахалин, Смирныховский р-н, гора Вайда в верховье р. Витница, луговые склоны у скал, часто, 20 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 268)». Ближайшие местонахождения *P. sergievskaae* — в низовье Амура.

***Poa urssulensis* Trin. Вид впервые выявлен на острове Сахалин: «.., Смирныховский р-н, дальний отрог горы Вайда в верховье р. Витница, замшелые скалы у пещеры, 21 VIII 2006, массово, В. Ю. Баркалов (№ 298)». Ближайшие местонахождения *P. urssulensis* — в низовье Амура и на Сихотэ-Алине (Пробатова, 1985). Сахалинские растения не вполне типичные и, возможно, представляют собой гибрид с *P. nemoralis* L. Последний вид широко распространен на Сахалине, но на известняковой горе Вайда нами не отмечен.

Ptilagrostis alpina (Fr. Schmidt) Sipl. Вторая находка этого редкого для Сахалина горно-тундрового вида: «.., Смирныховский р-н, гора Вайда в верховье р. Витница, олуговелый крутой склон в расщелине между скалами, спорадически, 2 VIII 2006, В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов (№ 198)». Ранее *P. alpina* был известен только с отрога горы Невельского на Набильском хребте (Вышин, Баркалов, 1989, 1990).

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi Выявлено самое северное местонахождение *S. callosa* на Сахалине: «.., Смирныховский р-н, дальний отрог горы Вайда в верховье р. Витница, 21 VII 2004, А. А. Таран»; «там же, замшелые скальные „полочки" у пещеры, под пологом леса, спорадически, 21 VIII 2006, В. Ю. Баркалов (№ 306)». Ранее этот вид для Северо-Сахалинского флористического района не указывался (Пробатова, 1985).

Гербарные образцы хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (VLA), дублеты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Благодарности

Благодарим Ken Sato (Япония), М. С. Игнатова, В. А. Бакалина, А. Олейникова и А. Великанова, принимавших участие в совместных поездках и собравших некоторые гербарные образцы, а также Н. А. Еременко, оказавшую помощь в проведении исследований на территории заповедника «Курильский» и подчиненного ему заказника «Малые Курилы».

Работа частично выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-91451 ЯФ-а, 06-05-64137а, руководитель П. В. Крестов) и National Geographic Society (грант № 8059-06, руководитель М. С. Игнатов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир. М., 1983. 129 с.

Баркалов В. Ю. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов. Матер. Междунар. Курильского проекта. Владивосток, 2002. С. 35—66.

Баркалов В. Ю. Флористические находки на острове Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Матер. Междунар. сахалинского проекта. Ч. 1. Владивосток, 2004. С. 23—38.

Баркалов В. Ю. Ивы (род *Salix* L., *Salicaceae*) Сахалина, Курильских островов и Хоккайдо // Матер. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток, 2007. С. 145—149.

Баркалов В. Ю., Беркутенко А. Н., Григорьева О. В. и др. Сем. Капустовые — *Brassicaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006а. С. 108—128.

Баркалов В. Ю., Еременко Н. А. Флора природного заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы» (Сахалинская область). Владивосток, 2003. 285 с.

Баркалов В. Ю., Таран А. А. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Матер. Междунар. сахалинского проекта. Ч. 1. Владивосток, 2004. С. 39—66.

Баркалов В. Ю., Таран А. А. Папоротниковидные // Красная книга Сахалинской области (растения). Южно-Сахалинск, 2005. С. 189—216.

Баркалов В. Ю., Тахакаши X., Павлова Н. С., Таран А. А. Флора острова Монерон // Растительный и животный мир острова Монерон. Матер. Междунар. сахалинского проекта. Владивосток, 2006б. С. 55—130.

Баркалов В. Ю., Якубов В. В. Новый для флоры России вид — *Psilotum nudum* (L.) Beauv. (*Psilotaceae*) с Курильских островов // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 154—156.

Безделева Т. А. Сем. Толстянковые — *Crassulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Беркутенко А. Н. Сем. Крестоцветные — *Brassicaceae* Burnett // Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. Л., 1988. Т. 3. С. 38—115.

Верхолат В. П., Баркалов В. Ю., Гришин С. Ю. Флористические находки на острове Парамушир (Северные Курилы) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 73—79.

Воробьев Д. П. Материалы к флоре Курильских островов // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. 3(5). М.; Л., 1956. С. 3—79.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б., Баркалов В. Ю. Новые и редкие для флоры острова Сахалин виды сосудистых растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 1054—1058.

Вышин И. Б., Баркалов В. Ю. Сосудистые растения высокогорий Набильского хребта (Восточно-Сахалинские горы). Общая часть и таксономический состав // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока (сборник научных трудов). Владивосток, 1990. С. 10—25.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1999. 772 с.

Еременко Н. А. Новые виды сосудистых растений для охраняемых территорий южных Курильских островов и некоторые данные по их сезонному развитию // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. Биол. 2003. Т. 108. Вып. 6. С. 72—75.

Гончарова С. Б. Семейство Толстянковые — *Crassulaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006а. С. 151—160.

Гончарова С. Б. Очитковые (*Sedoideae*, *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006б. 223 с.

Игнатов М. С. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л., 1988. С. 15—37.

Кожевников А. Е. Сем. Сытевые — *Cyperaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 175—403.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Hypericum laxum (*Hypericaceae*) — новый вид для флоры России (Приморский край) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 160—163.

Коробков А. А. Род *Artemisia* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 120—161.

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы) / Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев и др.; сост. Р. В. Камелин и др. М., 2008. 855 с.

Красная книга Сахалинской области: Растения / Отв. ред. В. М. Еремин. Южно-Сахалинск, 2005. 348 с.

Недолужко В. А. Сем. Ивовые — *Salicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 145—212.

Нечаева Т. И. Адвентивные растения Приморского края. Владивосток, 1998. 264 с.

Новиков В. С. Сем. Ситниковые — *Juncaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 57—88.

Павлова Н. С. Флористические находки на горе Сланникова (остров Сахалин) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 129—133.

Петелин Д. А. Сем. Мареновые — *Rubiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 212—234.

Пробатова Н. С. Сем. Первоцветовые — *Primulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 138—170.

Пробатова Н. С. Сем. Мятликовые — *Poaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.

Пробатова Н. С. Семейство Мятликовые — *Poaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. С. 327—391.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток, 2007. 386 с.

Сабирова Н. Д., Сабиров Р. Н. Сосудистые растения полуострова Шмидта (Северный Сахалин) // Комаровские чтения. Вып. 54. Владивосток, 2007. С. 82—114.

Скворцов А. К. Сем. Кипрейные — *Onagraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 187—205.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.; СПб., 1985—1996. Т. 1—8 / Отв. ред. С. С. Харкевич.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8. (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Харкевич С. С. Мекодиум Райта / Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. С. 473—474.

Цвелёв Н. Н. Отдел Папоротниковидные — *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 9—94.

Цвелёв Н. Н. Сем. Заразиховые — *Orobanchaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 249—251.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 108 с.

Якубов В. В., Павлова Н. С. К флоре окрестностей поселка Известкового (Центральный Сахалин) // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток, 1999. С. 145—152.

Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 165 с.

Fukuda T., Taran A., Takahashi H. Adenocaulon himalaicum Edgew. (*Asteraceae*) a new record from Sakhalin Island // Journ. Jap. Bot. 2002. Vol. 77. P. 312—313.

Kirschner et al. *Juncaceae* 2: *Juncus* subg. *Juncus*, Species Plantarum // Flora of the World. 2002. Part 7. P. 1—336.

List of alien plants of Hokkaido / Ed. by H. Igarashi. Hokkaido Wild Plants Institute, 2000. 196 p. (In Japanese).

Miyabe K., Tatewaki M. Contribution to the flora of Northern Japan. VI // Transact. Sapporo Nat. Hist. Soc. 1935. Vol. 14. N 2. P. 69—86.

Ohashi H. Salicaceae of Japan // Sci. Rep. Tohoku Univ. 2001. Ser. 4. Biol. Vol. 40. N 4. P. 269—396.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile Islands // Results of Recent Research on Northeast Asian Biota. Nat. Hist. Res. Special Issue. 2000. N 7. P. 21—38.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G. Chromosome numbers of selected vascular plant species from Sakhalin, Moneron and the Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. The Hokkaido University Museum, Japan. 2004. Vol. 1. P. 15—23.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Pavlova N. S. Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and the Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. Vol. 2. The Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93—110.

Sugawara Sh. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 4. 1940. P. 1439—1957. (In Japanese).

Takahashi H., Barkalov V. Yu., Gage S., Semsrott B., Ilushko M., Zhuravlev Y. N. A preliminary checklist of the vascular plants of Chirinkotan, Kuril Islands // Journ. Phytogeogr. and Taxon. 1999. Vol. 47. N 2. P. 131—137.

Takahashi H., Barkalov V. Yu., Gage S. et al. A floristic study of the vascular plants of Kharimkotan, Kuril Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. Vol. 2. The Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 41—66.

Takahashi H., Barkalov V. Yu., Gage S., Zhuravlev Y. N. A preliminary study of the flora of Chirpoi, Kuril Islands // Acta Phytotax. Geobot. 1997. Vol. 48. N 1. P. 31—42.

Takahashi H., Barkalov V. Yu., Gage S. et al. A floristic study of the vascular plants of Raikoke, Kuril Island // Acta Phytotax. Geobot. 2002. Vol. 53. N 1. P. 17—33.

Takahashi H., Kuwahara Y. Notes on *Ruppia occidentalis* S. Watson from Atlasova (Alaid), the Northern Kurils // Acta Phytotax. Geobot. 1998. Vol. 49. N 2. P. 193—204.

Takahashi H., Kuwahara Y., Gage S. et al. Distribution and habitat of *Draba grandis* Langsd. (*Brassicaceae*) in the Kurils // Journ. Phytogeogr. and Taxon. 2000. Vol. 48. P. 59—62.

Takahashi H., Kuwahara Y., Ohara M. Re-discovery of *Subularia aquatica* L. in Paramushir, Northern Kurils // Bull. Water Plant Soc., Japan. 1998. N 65. P. 8—9.

Takeda H. The flora of the Island of Shikotan // Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 1914. Vol. 42. N 287. P. 435—570.

Takita K. Hokkaido-shokubutsu-zuhu [Illustrated flora of Hokkaido]. Kushiro, 2001. 1452 p. (In Japanese).

Tatewaki M. Geobotanical study on the Kurile Islands // Acta Horti Gotoburg. 1957. Vol. 21. N 2. P. 43—123.

SUMMARY

New data on 39 vascular plant species of the flora of Sakhalin and the Kuril Islands are given. 7 species (*Silene dichotoma*, *Draba fladnizensis*, *Aizopsis litoralis*, *Artemisia bargusinensis*, *Carex misandra*, *Poa sergievskajae*, *Poa urssulensis*) are recoded for the first time on Sakhalin, and 10 species (*Ophioglossum thermale*, *Chenopodium glaucum*, *Hypericum laxum*, *Salix gracilistyla*, *Epilobium fastigiato-ramosum*, *Galium mollugo*, *Orobanche coerulescens*, *Galeopsis tetrahit*, *Juncus mertensianus*, *Eriocaulon kushiroense*) for the Kurils. The occurrence of two species *Juncus wallichianus* and *Carex urostachys*, in Russia is confirmed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 001.8[58]

© **В. А. Николаев**

О МЕТОДИКЕ ПРИГОТОВЛЕНИЯ ПРЕПАРАТОВ ТИПОВЫХ ОБРАЗЦОВ ВИДОВ *BACILLARIOPHYTA*

V. A. NIKOLAEV. ON THE METHOD OF COLLECTION SLIDES PREPARATION OF DIATOM TYPE SPECIMENS (*BACILLARIOPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический музей
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 27.10.2008

Описывается способ приготовления препаратов типовых видов диатомовых водорослей. Способ основан на использовании микроманипулятора для изоляции створки и ее прикрепления к предметному стеклу с помощью оптического клея.

Ключевые слова: диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*), методика, препараты, типовые образцы.

В соответствии с требованием Кодекса ботанической номенклатуры (Greuter et al., 1994) описание новых видов диатомовых водорослей должно сопровождаться предоставлением препарата, содержащего описываемый образец типового вида (holotype), который должен быть зарегистрирован под инвентарным номером и храниться в коллекции.

В литературе автору удалось найти описание способов, которым пользовались диатомисты XIX—XX вв. для приготовления коллекционных препаратов, хранящихся в диатомовых коллекциях Академии наук Калифорнии (коллекции G. D. Hanna, A. L. Brigger и других авторов), в Британском музее и других музеях естественной истории. Большинство коллекционных препаратов сделано с большим мастерством и обычно содержат одну эталонную створку (holotype), расположенную в центре препарата и обведенную под покровным стеклом темными концентрическими кругами разного диаметра, что позволяет быстро ее найти и не смыть маркировку при чистке препарата. По устному сообщению J. P. Kociolek, руководителя диатомовой коллекции Академии наук Калифорнии, в первой половине XX в. известный американский диатомист G. D. Hanna использовал для монтажа типовых препаратов «механический палец» (mechanical finger) собственной конструкции и изготовления, который соответствует примитивному микроманипулятору.

Использование микроманипулятора промышленного изготовления для приготовления препаратов диатомовых водорослей с целью их исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа дало хорошие результаты (Николаев, 1982). Автор использовал микроманипулятор марки ММ-1 Ленинградского оптико-механического завода (ЛОМО). В принципе возможно использование любого микроманипулятора. Успех работы с микроманипулятором зависит от качества изготовления стеклянных игл и применения микроскопов с длиннофокусными объективами. Соблюдение этих условий (при наличии достаточного опыта у исследователя) позволяет изолировать створку любого размера, если она находится в изучаемом материале. Накопленный опыт работы с микроманипулятором при подготовке препаратов диатомовых водорослей с целью их изучения при помощи сканирующего электронного микроскопа позволил разработать простую методику приготовления коллекционных препаратов, содержащих одну створку типового образца вида.

Описание метода

Два чистых предметных стекла необходимы для начального этапа работ. На одно предметное стекло, в его центральную часть помещается небольшое количество суспензии, содержащей очищенные от органики в этилом спирте створки диатомовых водорослей. Капля суспензии равномерно растекается на предметном стекле. Предметное стекло оставляется на некоторое время для высыхания суспензии.

На другое предметное стекло в его центральной части наносится небольшое количество (около 1 × 1 мм) оптического клея (Norland Optical Adhesive производства Norland Products, inc.). Предметное стекло со створками устанавливается под объектив микроскопа, соединенного с микроманипулятором. Среди материала на предметном стекле выбирается створка, которая более всего соответствует типу вида. Тонким концом стеклянной иглы микроманипулятора створка подцепляется и поднимается над предметным стеклом. Предметное стекло осторожно убирается со столика микроскопа и на его место устанавливается предметное стекло с оптическим клем. Участок предметного стекла с оптическим клеем ориентируется под объективом микроскопа, далее игла со створкой на конце медленно опускается в клей. Створка пропитывается клеем; обычно это происходит медленно. Под микроскопом хорошо видно, как клей выдавливает воздух из пор створки. После того как створка вся пропиталась клеем, предметное стекло снимается со столика микроскопа и переносится под ультрафиолетовую лампу. Оптический клей затвердевает под действием ультрафиолетового света. Согласно инструкции по применению клея, оптимальным является ультрафиолетовый свет с длиной волны 320—400 nm. Применяемые в медицине бактерицидные лампы соответствуют этим условиям.

Через 10—15 мин экспозиции под ультрафиолетовым светом оптический клей превращается в прозрачную стекловидную массу. Далее предметное стекло помещается снова под микроскоп для проверки положения створки. Если положение створки удовлетворительное, то предметное стекло снимается со столика микроскопа и вокруг участка затвердевшего клея тонким фломастером или гелевой ручкой наносится круг черного цвета. Затем предметное стекло снова помещается под микроскоп для проверки маркировочного круга. Особое внимание уделяется тому, чтобы линия фломастера не заходила на створку.

Следующим этапом на предметное стекло наносится капля оптического клея, разравнивается иглой и накрывается покровным стеклом (лучше круглой формы) таким образом, чтобы очерченный круг находился в центре покровного стекла. Далее препарат снова помещается под ультрафиолетовый свет для затвердевания оптического клея. После того как клей затвердеет, предметное стекло вновь помещается под микроскоп для проверки качества препарата. Наконец, препарат снимается со столика микроскопа, излишки оптического клея вокруг покровного стекла удаляются механически, приклеивается этикетка с названием вида и номером препарата в коллекции. На этикетке пишется имя автора изготовления препарата и данные о районе получения образца. Препарат готов для помещения в коллекцию.

Описанная выше методика с использованием микроманипулятора и оптического клея проста, дает хорошие результаты при микроскопическом изучении типа вида. К сожалению, в инструкции по применению оптического клея не указываются его оптические свойства (коэффициент преломления). Сравнение оптических свойств препаратов, сделанных с применением анилин-формальдегидной смолы, нефракс, стиракс и оптического клея показало, что они близки друг к другу. Все препараты с разными средами одинаково пригодны для микроскопирования и получения качественных микрофотографий. Поскольку анилин-формальдегидная смола при комнатной температуре является твердой, она не пригодна для изготовления препаратов описываемым методом. Проверка препаратов, изготовленных с применением оптического клея более 25 лет назад в Университете Небраска-Линкольн, показала их хорошее состояние. Препараты сохранили оптические свойства и пригодны для исследования и микрофотографирования. Данная методика была использована при изготовлении типовых препаратов новых видов вымерших диатомовых водорослей из палеоценовых глубоководных осадков у побережья Флориды и вымерших видов из отложений Антарктики (Николаев, Харвуд, 2008). Данные препараты переданы в диатомовую коллекцию Академии наук Калифорнии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов для светового и сканирующего электронного микроскопа // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Николаев В. А., Харвуд Д. М. Новые таксоны вымерших диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) из Антарктики // Новости систематики низших растений. 2008. Т. 41. С. 59—69.

Greuter W., Barrie F.R., Burdet H. M. et al. International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code). Addopted by the Fifteenth International Botanical Congress, Yokogama, August—September 1993. Koeltz, Konigstein // Regnum Vegetabile 131, xviii + 389 pp.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© **Г. А. Фирсов, А. В. Волчанская**

ИОГАНН АММАН (1707—1741) И БОТАНИЧЕСКИЙ САД ПЕТЕРБУРГСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

G. A. FIRSOV, A. V. VOLCHANSKAYA. JOHANN AMMAN (1707—1741) AND THE BOTANICAL GARDEN OF THE SAINT-PETERSBURG ACADEMY OF SCIENCES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady_firsov@mail.ru
Поступила 18.03.2008

Показана роль академика Иоганна Аммана в организации ботанического сада Петербургской Академии наук и в развитии ботаники в России.

Ключевые слова: Иоганн Амман, ботанический сад, Петербургская Академия наук.

Сразу после открытия учрежденной Петром Первым в 1725 г. Академии наук была осознана необходимость иметь свой ботанический сад. Уже весной 1726 г. Академия обратилась к главному архитектору С.-Петербурга с заявлением о том, что «Академии наук на Васильевском острове для ботаники необходимо иметь огород» (Баранов, 1957 : 17). Несмотря на неоднократные обращения и проводившуюся значительную ботаническую работу, территория для ботанического сада тогда так и не была отведена. История ботанического сада на Васильевском острове достаточно подробно описана В. Л. Некрасовой (1945). В целом о саде Академии до В. Л. Некрасовой имелись лишь отрывочные сведения, разбросанные в протоколах заседаний конференции Академии наук, различных материалах архива конференции и канцелярии Академии, биографиях отдельных академиков, письмах и воспоминаниях современников. Этот сад часто путают с Аптекарским или Медицинским садом Медико-Хирургической академии (ныне Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН) и даже с ботаническим садом С.-Петербургского государственного университета на Васильевском острове, который основан намного позже. Изучение ботанического сада Петербургской Академии наук, ныне не существующего (закрыт в 1812 г.), заслуживает пристального внимания уже потому, что это был первый настоящий ботанический сад в России, служивший разнообразным целям ботанической науки, а не только разведению и изучению лекарственных растений, что было целью аптекарских садов или огородов (Некрасова, 1945; Колчинский, Сытин, 2007).

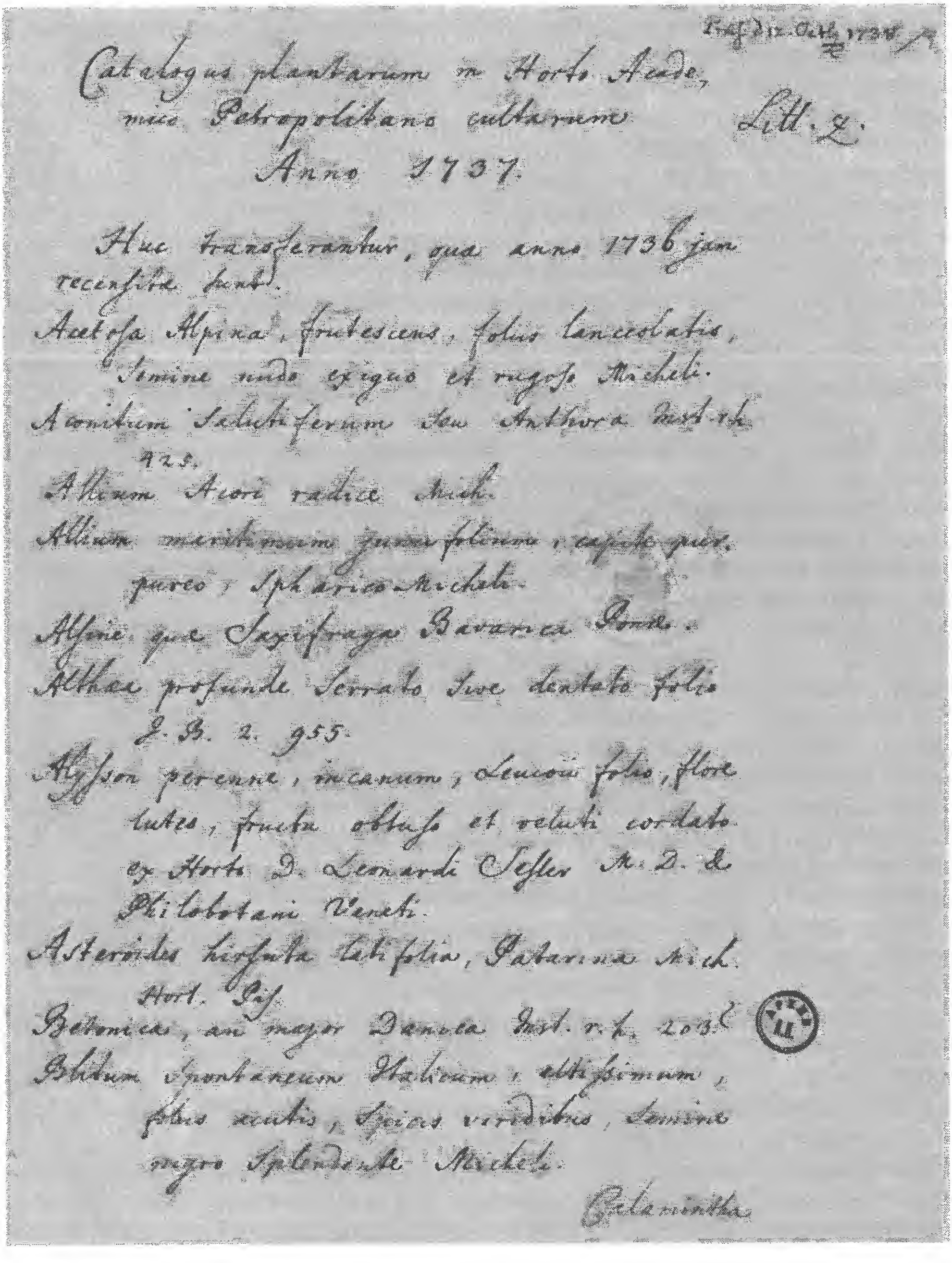
Отъезд Иоганна Гмелина в Камчатскую экспедицию оставил Академию без ботаника. Поэтому профессор истории Г. Ф. Миллер, будучи в 1731 г. в Голландии, обратился к голландским ученым Бургаве и Гроновиусу с просьбой рекомендовать ботаника, который согласился бы поехать в Россию. Они указали на Аммана. Голландец Иоганн Амман родился в Швейцарии и учился в Лейденском университете.

В 1730 г. он был приглашен в Лондон врачом Слоаном для надзора за его естественно-историческими коллекциями. Амман охотно принял приглашение Миллера и 27 февраля 1733 г. заключил контракт с Академией на 5 лет. Часть коллекций Слоана он вывез с собой в Петербург. Хотя он пробыл в Академии всего 8 лет (умер в С.-Петербурге 4.12.1741 в возрасте 34 лет), но за этот короткий период развил кипучую деятельность и очень много сделал для развития ботаники в России. Самой крупной его работой является «Stirpium rariorum...» («Изображение и описание редких растений, произрастающих в России») (1739), где на латинском языке описано 285 новых или малоизвестных видов, включая более 130 видов сибирских растений, собранных Гмелиным, Мессершмидтом и Гейнцельманом и снабженных тщательно выполненными рисунками по зарисовкам Камчатской экспедиции. Он завершил обработку растений из экспедиционных сборов И. Х. Буксбаума, Д. Г. Мессершмидта и др. В честь него Карл Линней описал род *Ammannia* из сем. *Lythraceae* (Linnaeus Sp. Pl., 1753, 1 : 119), куда входит около 25 видов однолетних трав, широко распространенных в тропических и субтропических областях земного шара, в основном в Африке и Азии.

В 1735—1737 гг. правительством была снаряжена Оренбургская экспедиция под руководством и по проекту обер-секретаря Правительствующего Сената И. К. Кирилова (Гнучева, 1940). Помощь Академии этой экспедиции выразилась в составлении инструкций поехавшему с Кириловым ботанику И. Г. Гейнцельману и в обработке полученных коллекций. О присылке каталогов и коллекций Иоганном Готфридом Гейнцельманом неоднократно упоминают «Протоколы» Конференции. Так, протокол от 13 января 1735 г. указывает на присылку Гейнцельманом «Catalogus plantarum circa fluviorum Volgae, Camae littora earumque confinia ut et circa fluvium Belam, in locis desertis Tatariae sponte crescentium zei Ufa», а протокол от 14 декабря 1736 г. упоминает о получении «Flora Tatarica seu plantae in iterine Moscovia Ufam, Ufa Orenburgum, exinde per Baskirorum Nogaiensiumque regiones in Sibiriam usque juxta Aralensis montes etc. observatae et collectae a Joanne Gottfried Heinzelmanno». Материалы поступали к академику Амману, который их обрабатывал и, вероятно, полностью использовал в своих трудах.

Но наряду с этим, по-видимому, самой главной заслугой Аммана следует считать основание им ботанического сада. Канцелярия Академии наук так излагает это событие (Некрасова, 1945 : 15): «Обретающийся при академии наук профессор ботаники и доктор Амман, поданным своим в академическую канцелярию от „ ” числа „ ” месяца „ ” году представлением объявил, коим образом ему под академический сад такое высокое место необходимо надобно, которому бы от часто бывающего здесь наводнения никакого вреда не сделалось. По которому его представлению и для способности желаемого к тому саду месту, принуждена была академия нанять на Васильевском острову во второй линии двор действительного статского советника, господина фон Бреверна, и за оный платила найму, кроме починки и пристройки, по 250 р., где вышеозначенный ботанический сад и заложен». В этом доме отвели квартиру М. В. Ломоносову по возвращении из Германии (с июня 1741 по сентябрь 1757 г.), и здесь была его первая в России химическая лаборатория.

При Аммане Ботанический сад стал быстро развиваться. В нем стали выращиваться многие российские и зарубежные растения. Начиная с 1736 г. Амман составлял рукописные каталоги (рис. 1) разводившихся в Саду растений (хранятся в Санкт-Петербургском филиале архива Российской академии наук (ПФА РАН)). Сам он жил здесь же, по соседству с Ломоносовым. Уже тогда, в середине—конце 1730-х годов, здесь выращивались жимолость татарская, можжевельник казацкий,



Praeſ. d. 12. Oct. 1738

Catalogus plantarum in Horto Acade-
mico Petropolitano cultarum   Litt. Z.
Anno 1737.

Huc transferantur, quæ anno 1736 jam
recenſita ſunt.
Acetoſa Alpina, fruteſcens, foliis lanceolatis,
ſemine nudo exiguo et rugoſo Micheli.
Aconitum Salutiferum ſeu Anthora Inst. r. h.
425.
Allium Acori radice Mich.
Allium maritimum gramini folium, capite pur-
pureo, ſphærico Micheli.
Alſine quæ Saxifraga Bavarica Pona.
Althæa profunde ſerrato ſive dentato folio
J. B. 2. 955.
Alyſſon perenne, incanum, Leucoii folio, flore
luteo, fructu obtuſo et veluti cordato
ex Horto D. Leonardi Seſler M. D. &
Philobotani Veneti.
Asteroides hirſuta latifolia, Patavina Mich.
Hort. Piſ.
Betonica, an major Danica Inst. r. h. 203.
Blitum ſpontaneum Italicum, altiſſimum,
foliis acutis, ſpicis viridibus, ſemine
nigro ſplendente Micheli.
Calamintha

Рис. 1. Первая страница «Каталога» Академического сада за 1737 год, написанная рукой Аммана. ПФА РАН, Р. I, оп. 1, № 50.

дёрен белый, дрок красильный, многочисленные астрагалы, вишня, яблоня, абрикос и боярышник. Сад на Васильевском острове получал семена и растения из разных мест Российской империи и был сосредоточением ботанических работ. Блестящие его руководители лично выращивали растения и описывали много новых видов. Сюда поступали сборы первых академических экспедиций по России. Многие виды российской флоры именно здесь впервые были введены в мировую культуру (Булыгин, Фирсов, 1998, 2001).

Так называемый «Бонов дом» известен по имени первого владельца — генерала Г. И. Бона. Затем дом и примыкающий к нему участок купил Карл фон Бреверн (1704—1744). Получив образование в Кенигсбергском университете, фон Бреверн поступил на дипломатическую службу, занимал должность секретаря и переводчика в Коллегии иностранных дел, а в 1726 г. стал секретарем русского посольства в Швеции. Позднее был назначен секретарем в Императорский кабинет, а в 1740 г. стал президентом Академии наук. Однако уже в апреле 1741 г. вслед за падением Бирона он был отстранен от президентства. Дом и участок Академия наук арендовала уже с 1732 г. для жилья своих служащих. А ботанический сад (тогда назывался «академический огород») был разбит в 1735—1736 гг. Бреверн вскоре (1739 г.) отказался сдавать свой участок в аренду. Поэтому Академия обратилась в Сенат с ходатайством купить этот дом и участок: «Затем, что Академии ботанический сад необходимо надобен для заводу, севу и рассаживания из многих европейских краев, а особливо из Казани, из Астрахани, из Сибири и из Китая в академию наук присланных семян... также и ради обучения молодых людей ботанике... Академии наук без сего ботанического огорода никоим образом пробавиться невозможно» (Некрасова, 1945 : 16—17). Ходатайство было удовлетворено, и территория для Сада приобретена. Тогда же «Бонов дом» был описан архитекторами Трезини и Оснером: «...по второй линии деревянный дом на каменном фундаменте с погребами, длиной на 17 саженях с аршином, шириною во двор в 8 саженях. А с другой стороны к воротам на 10 саженях и 2 аршина. В оном доме жилых покоев 10, 1 кухня и трое сеней. Внизу 7 погребов со сводами, в окошках железные решетки. На верху оного дома фронтиспиц. Во оном доме окончины из чистых ямбургских стекол; печи кафельные живописные, белые и зеленые; рамы у окошек, и наличники, и дверные затворы, и лестницы столярной работы; потолки подмазные квадраторной работы с постенным гамызом, а иные с клеймами, и в трех каморках убито бумажными шпалерами. Ворота столярной работы, кровля крыта гонтами и крашена черленью с маслом, слуховые окошки и карниз столярной работы» (цит. по: Э. П. Карпеев, 2001 : 26).

Получив место для сада, Амман энергично взялся за его устройство, и уже в 1736 г. смог составить первый каталог тех растений, которые в саду разводились. При образовании сада коллекции были еще бедные. В «Каталог» 1736 г. включено 392 полиноминальных названий растений. В «Каталоге» 1737 г. всего 164 названия, включая оранжерейно-комнатные (*Yucca indica*) и виды местной флоры (ПФА РАН, Р. I, оп. 1, № 50). Там были такие названия, как *Solanum scandens seu Dulcamara, fructu longo, acuto*; *Serpyllum ucrainicum longifolium*; *Chamacerasus dumetorum villosa fructu gemino, rubro*; *Evonymus latifolius*; *Acer virginianum, folio majore subtus argenteo, supra viridi*; *Juniperus media, folis liratis, baccis rubris*; *Partheniastrum Americanum Ambrosia folio*; *Clematitis maritima repens*; *Juglans nigra virginiensis*. Но уже стали поступать сборы Гмелина из Сибири, 11 таких названий выделено Амманом и приводится в конце списка.

«Каталог» 1739—1740 гг. (ПФА РАН, Р. I, оп. 13, ед. хр. 16) занимает уже 34 листа, появилось много видов, ранее не встречавшихся. Здесь приводятся такие деревья и кустарники, как *Juniperus sabina* L. (*Sabina folio cupressi*), *Swida alba* (L.) Opiz (*Cornus sylvestris fructu albo Gmel. Lena fl.*) — со ссылкой на сборы Гмелина на р. Лена, *Ulmus pumila* L. (*Ulmus humilis Gmel.*). Из окрестностей Самары был получен *Genista tinstoria* L. (*Genista tinctoria germanica*). Уже тогда выращивалась *Lonicera tatarica* L. (приводится как *Chamaecerasus Tatarica foliis cordatis*, *glabris*) — тогда как в литературе XX в. жимолость татарская считывается введенной в культуру Ботаническим садом БИН РАН в 1752 г. (Зайцев, Шульгина 1962). *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. выращивался у Аммана под названием *Armeniaca betulae folio et saue*, *Dauria fructu exsucco*, с указанием на сборы из Даурии (Забайкалья). При том, что этот вид считается введенным в культуру около 1800 г. (Rehder, 1949). Очевидно, именно Амману принадлежит честь введения в мировую культуру яблони ягодной (*Malus baccata* (L.) Borkh.), в «Каталоге» за 1739—1740 гг. приводится под названием *Crataegus flore magno Gmel. Sibiria*; она же включена в «Stirpium rariorum...» как *Crataegus cerasi foliis*, *floribus magnis* (Amman 1739, p. 195, N 274, Tb. XXXI). Уже тогда в саду Аммана было представлено довольно много видов местной флоры: *Betula nana* L. (*Betula pumila foliis subrotundis Petrop.*), *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. (*Cornus pumila herbacea chamaepericlymenum*), *Acer platanoides* L. и др. В этом каталоге 15 видов рода *Astragalus* и ряд редких, мало распространенных в настоящее время, а также таких растений, которые выращивались в саду задолго до того, как они считаются введенными в культуру по современным справочникам. Даты введения в культуру по ним могут быть уточнены после полной и тщательной проверки синонимики.

В списке татарских и сибирских растений (Planta Tatarica et Sibirica A. 1740 in horto Academico Petropolitano) в академическом саду в 1740 г. (ПФА РАН, Р. I, оп. 19, № 2) вначале приводится перечень растений (№ 1—464), кратко указывается место сбора и коллектор, наиболее часто Гербер (Волга), Гмелин (Красноярск, Лена, Даурия), Гейнцельман (Башкирия, Самара, Татария), редко — Даниэль Мессершмидт. Уже тогда выращивался *Acer tataricum* L. со ссылкой на сборы Т. Гербера. С № 465 по № 643 включительно приводится список сибирских семян, собранных Георгом Стеллером в окрестностях Байкала (Semina sibirica a Stellero collecta) — Байкал, Баргузин, Красноярск, среди них рододендроны (*Chamaerhododendros fl. specioso Bargusin*). С № 644 по 749 — семена от Г. Стеллера из Даурии (Semina a D. Stellero missa A. 1740 omnia anonyma Ex Dauria ni fallor) — такие названия, как *Buglossi species Cardaria species*, *Spiraea*. С № 750 по № 799 приводится «Catalogus seminum incerta fide denominatorum icon finiis Sibiria et Mungalia, pracipue juxta fluvi cat. Stell. um Tschikoi collectorum, oblatorum D. Steller initis Februarii A. 1740», рукой Аммана посчитано 49 названий. Под № 770 приводится *Menispermum dauricum* DC. (*Menispermi*), в который мировых справочниках считается введенным в культуру лишь 143 года спустя — в 1883 г. (Rehder, 1949). В конце, с № 800 по № 818, приводится список семян доктора Риндера из Самары (Semina a D. Rinder Samara, включая один образец Semina a D. Martini Tobolio missa). С № 819 по № 1255 приводится список семян Г. Стеллера, собранных под Иркутском и в Прибайкалье в1741 г. (Semina ab Adiuncto Stellero hor anno Irkuto missa. Sata hoc sunt A. 1741), включая такие древесные, как *Larix pumila folio non decidus* (№ 976), *Salix saxatilis minima* (№ 977), *Ephedra monospermos* (№ 979), *Chamaerhododendros flore purpureo specioso* (№ 980), *Chamaerhododendros glabra magno folio* ... (№ 981), *Sambucus fol. inodoris* (№ 982), *Spiraea hyperici folio crenato* (№ 983), *Spiraea Fraxini foliis* (№ 984), *Mespilus fructu diaphano* (№ 986), *Grossularia fructu nigro*, *minori*, *acido*, *folio non olenti* (№ 990), *Grossularia fructu nigro majori* (№ 991), *Pinaster sativa conis minoribus* (№ 1039), *Pentaphylloides fruticosa Eboracensis* (№ 1207, всего 11 названий *Pentaphylloides*). И заканчивается эта толстая тетрадь в твердом переплете списком семян д-ра Гмелина (апрель 1743 г.), этот список из 284 названий сделан уже после смерти Аммана.

В архиве РАН имеются также «рисунки акварелью растений, полученных из Сибири и выращенных из семян в академическом ботаническом саду заботами И. Аммана» (Р. I, оп. 16, ед. хр. 1) на 18 листах. В другой папке хранятся «собственноручные черновые рисунки и наброски растений» (Р. I, оп. 16, № 8), всего 89 листов (рис. 2).

25 января 1739 г. Амман обратился в канцелярию с просьбой о заключении контракта с садовником Штурмом, с жалованьем 150 р. в год, с квартирой, дровами и свечами. Затем 22 февраля 1739 г. Амман заявил о необходимости найма рабочих, приобретения деревьев и кустарников, устройства стеллажей для цветочных горшков. 26 марта 1739 г. Амман требует для Ботанического сада Академии «разных малых дерев смородинных, крысберсенных [крыжовник] и пр.». Одновременно он указывает, что этих растений много в Аптекарском огороде, и потому надо требовать от Медицинской канцелярии выдать садовнику Штурму «сколько ему каких потребно».

Интересен план научно-исследовательских работ Аммана, или, как тогда говорили, «реестр работы» (Некрасова, 1945; 17); «рассматривает и описует всё, что в трех частях натуры случается, а именно зверей, травы, камни, минералы и все ост-индские и вест-индские семена, которые из Сибири, Астрахани и Казани присылаются, те са́дит, а травам делает описание и рисунки. Ныне [т. е. 1737] сочиняет книгу о 200 разных травах, которые в Сибири, Астрахани и около тех мест растут и сия книга началом травной истории всея российской империи будет. Он имеет сию работу на будущий год продолжать и притом публичные лекции давать и Примечания писать». Из этого видно, как разнообразна была деятельность Аммана, и что вновь устроенный сад служил не только местом культуры привозимых растений, но и для научной работы, особенно систематического описания растений по живым экземплярам. Это существенно отличало ботанический сад Академии наук от Аптекарских и Медицинских садов. Как выглядел сад времен Аммана, неизвестно. Предполагают, что виньетка на титульном листе «Stirpium rariorum...» изображает этот сад. Из позднейших донесений Гебенштрейта (1750 г.) явствует, что сад выходил на север и имел незначительную площадь с песчанистой почвой. В доме, где жил Амман, хранились книги для обучения студентов, а зимой находились теплолюбивые растения. Об этом свидетельствует справка академической канцелярии: «...оный двор куплен под Академию в 1739 г. для содержания академического ботанического огорода, на сохранение и ращение в нем разных семян и трав для содержания ботанических книг на обучение молодых людей» (Баранов, 195 : 17—18).

16 марта 1741 г. архитектором Трезини и Шумахеру с мастером Остнером было приказано осмотреть в ботаническом саду место для постройки оранжереи. Амман так и не дождался этой оранжереи, в декабре того же 1741 г. он скончался. Оставшееся у него наследство — библиотека, гербарий и манускрипты — были куплены Академией. Будучи в России, Амман женился на дочери библиотекаря Шумахера, всемогущего в то время властителя всей Академии. И поэтому многие академики считали, что он получает благодаря этому родству привилегии больше других. Амман был также заведующим кунсткамерой в помощь Шумахеру. Он вел обширную переписку с зарубежными учеными и получал от них семена для Ботанического сада. Кроме семян и растений из Сибири от Камчатской экспедиции и из Уфы и Самары от Гейнцельмана, он получал их также из Оренбурга от Риндера, и в особенности от известного любителя ботаники П. А. Демидова из Соликамска, которому

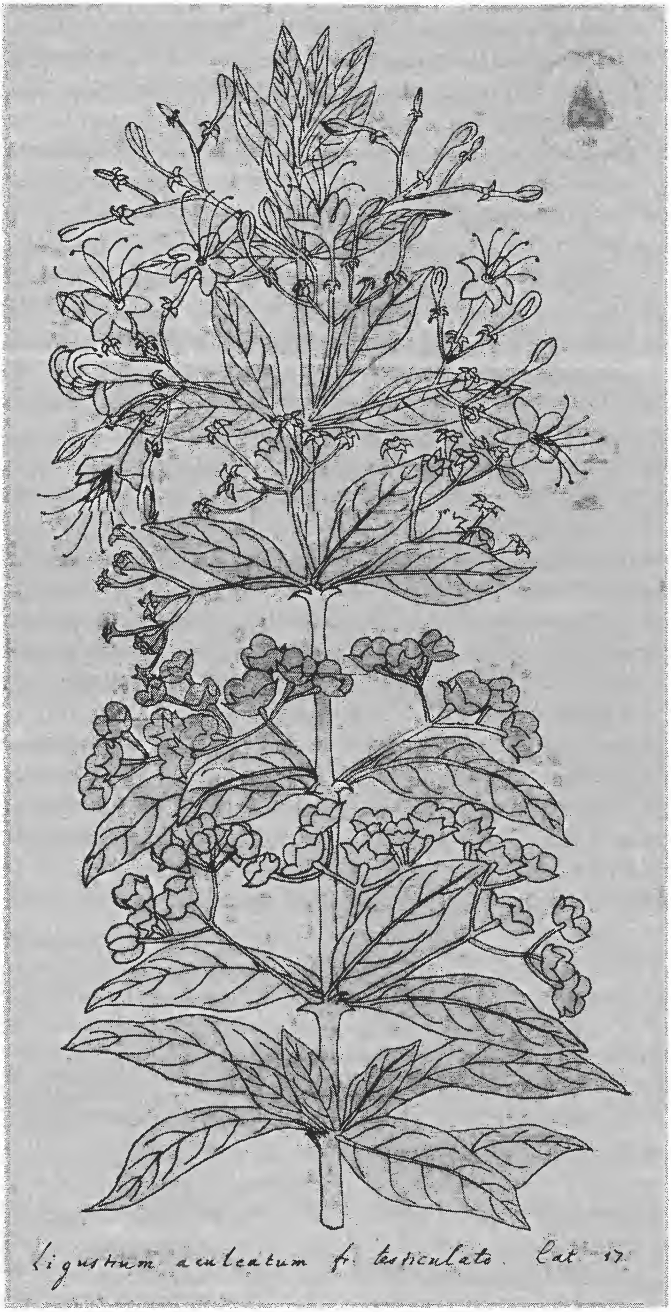

Ligustrum aculeatum fr. testiculato. Cat. 17.

Рис. 2. Рисунок Аммана, хранящийся в ПФА РАН, Р. I, оп. 16, № 8.

Амман доставлял редкие семена для оранжерей. Поэтому многочисленные письма Аммана, имеющиеся в архиве, представляют большой интерес для истории интродукции растений, для установления приоритета по введению видов российской флоры в мировую культуру.

После ранней смерти Аммана руководителем Ботанического сада Академии был приглашен Иоганн Сигезбек (1 апреля 1742 г.), руководивший до этого Аптекарским огородом на Аптекарском острове.

Кроме Ботанического сада на Васильевском острове существовал Аптекарский огород на Аптекарском острове, ныне известный Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (hortus botanicus и hortus medicus). В этих двух учреждениях в 1730—1740 гг. выращивалось примерно одинаковое число видов растений, в каталогах приводится 1100—1275 названий (Липский, 1913). Они обменивались семенами и растениями. Бывало, что одно и то же лицо возглавляло одновременно оба учреждения (Бобров, 1957).

Сад на Васильевском острове получал семена и растения со всех концов необъятной Российской империи и был сосредоточением ботанических работ. Сюда поступали сборы первых академических экспедиций по России. Георг Стеллер присылал сюда семена, собранные им в Сибири по пути на Камчатку. Он был первым ботаником, ступившим на землю Аляски и делавшим там сборы растений в то время, когда мир еще не знал о ее существовании. Когда Стеллер возвращался из Камчатской экспедиции, он был арестован. Он вез много живых растений для Ботанического сада на Васильевском острове. Весной 1746 г. они «проснулись» после зимнего покоя и начали вегетацию. Чтобы они не пропали, Стеллеру их пришлось оставить в Соликамске, в ботаническом саду Григория Демидова, богатейшего промышленника XVIII в. Стеллер писал в Академию наук: «...я весной 1746 года в Петербург прибыть не мог. Великое множество редких моих растущих вещей и кустов, которые я по указу с великим трудом собирал, по дороге растаяли, и я весною принужден был их либо все бросить, либо в Соликамске остаться, к чему мне сад Г. Демидова и прилежное надзирание сего саду способными показались. И та-

Список лиц, руководивших Ботаническим садом Академии наук, 1735—1812 гг. (по В. Л. Некрасовой, 1945)

№ п/п	Фамилия	Время заведования, годы	Число лет заведования	Время пребывания в Академии наук, годы	Даты рождения и смерти, годы
1	Амман	1735—1741	6	1733—1741	1707—1741
2	Сигезбек	1742—1747	5	1742—1747	1685—1755
3	Гмелин-старший	1747	1	1727—1747—1748	1708/9—1755
4	Крашенинников	1747—1749	2	1745—1755	1713—1755
5	Гебенштрейт	1749—1753	7	1749—1753	1720—1795
		1756—1759		1756—1759	
6	Кёльрейтер	1759—1761	2	1755—1761	1735—1806
7	Гмелин-младший	1767	1	1767—1774	1744—1774
8	Гертнер	1768—1770	2	1768—1773	1732—1791
9	Вольф	1770—1773	3	?—1794	1733—1794
10	Лепехин	1774—1802	28	1768—1802	1740—1802
11	Рудольф	1804—1809	5	1804—1809	1754—1809
12	Смеловский	1809—1812	3	1802—1815	1769—1815

ким образом выбрал я сие последнее, яко полезное дело для сада академического» (Пекарский, 1870 : 602).

12 человек ведали академическим садом, из них 10 — официально заведующими, а двое — Крашенинников и Вольф (анатом и физик) — управляли временно, первый в отсутствие Гмелина, второй — за неимением ботаника. Из 12 лиц трое были русскими, один голландец (Амман), остальные немцы (см. таблицу).

В 1812 г., в год войны с Наполеоном, академический Ботанический сад был закрыт, просуществовав 77 лет (в последний период он находился уже не на Васильевском острове, а возле Фонтанки). Это учреждение всегда находилось в крайне тяжелых экономических и хозяйственных условиях, которые усугубили трудности начавшегося военного времени. С тех пор долгое время Академия наук не имела своего ботанического сада, пока ей в 1930 г. не был передан Главный ботанический сад РСФСР, теперь Ботанический сад БИН РАН.

В 1793 г. дом с участком Академия продала частным лицам, которые произвели различные перестройки. Сам дом простоял до конца Великой Отечественной войны (1945 г.) и потом был за ветхостью разобран. Позднее на части этой территории построили школу. В 1988 г. на оставшемся свободным от школы месте под руководством архитектора В. Коренцвита были сделаны раскопки, обнаружившие хорошо сохранившийся фундамент.

Из ботанического сада на Васильевском острове семена рассылались в другие страны, таким путем новые растения флоры России впервые вводились в мировую культуру (Булыгин, Фирсов, 1998, 2001). Сад на Васильевском острове был именно ботаническим, а не аптекарским или медицинским, которыми были в те годы казенные сады, существовавшие в Петербурге и Москве. Нужно сохранить зеленый сквер на Второй линии Васильевского острова и открыть мемориальную доску, что на этом месте в 1735 г. был основан Ботанический сад Академии наук, сыгравший столь большую роль в развитии ботаники в России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов П. А. Ботаника в Аптекарском огороде и в Академии наук (XVIII в.) // От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л., 1957. С. 7—24.

Бобров Е. Г. Сад в Горенках и последние годы сада Академии наук // От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л., 1957. С. 25—31.

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Малоизвестные материалы И. Фалька о времени введения в культуру некоторых древесных видов флоры России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 85—89.

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. К истории интродукции древесных растений в Санкт-Петербурге // Бюл. Глав. Ботан. сада. 2001. Вып. 182. С. 44—46.

Гнучева В. Ф. Материалы для истории экспедиций Академии наук в XVIII и XIX веках // Тр. Архива. Вып. 4. М.; Л., 1940. 310 с.

Зайцев Г. Н., Шульгина В. В. Род 8. Жимолость — *Lonicera* L. // Деревья и кустарники СССР. Т. 6. М.; Л., 1962. С. 211—299.

Карпеев Э. П. (Редактор-составитель). Ломоносов. Краткий энциклопедический словарь. СПб., 2001. 259 с.

Колчинский Э. И., Сытин А. К. Ботанический сад Академии наук // Научный Санкт-Петербург. Предварительные материалы к вып. 2: Биология в Санкт-Петербурге 1703—2007. СПб., 2007.

Липский В. И. Императорский С.-Петербургский Ботанический Сад за 200 лет его существования (1713—1913). Ч. 1. СПб., 1913. 412 с.

Некрасова В. Л. К истории Ботанического сада Академии наук (на Васильевском острове, 1735—1812) // Советская ботаника. 1945. Т. XIII (13). № 2. С. 13—37.

Пекарский П. История императорской Академии наук в Петербурге Петра Пекарского. Т. 1. СПб., 1870. 774 с.

Amman I. Stirpium rariorum in Imperio Rutheno sponte provenientium icones et descriptiones collectae ab Ioanne Ammano. Petropoli, 1739. 210 p.

Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. 2nd edition. New York, 1949. 996 p.

АРХИВНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Амман Иоганн. Catalogus plantarum, quae in Horto Academico A^0 1736 sutae fuerunt. ПФА РАН, Разряд I, оп. 1, № 51.

Амман Иоганн. Catalogus plantarum in Horto Academico Petropolitano cultarum Anno 1737. ПФА РАН, Разряд I, оп. 1, № 50.

Амман Иоганн. Catalogus plantarum horti Academici Petropolitani 1737—1740. ПФА РАН, Р. I, оп. 13, ед. хр. 16.

Амман Иоганн. Planta Tatarica et Sibirica A. 1740 in horto Academico Petropolitano... Каталог растений, находящихся в академическом ботаническом саду и списки семян, собранных Стеллером в Сибири и Д-ром Риндером в Самаре. Рука И. Аммана. 1740—1741. ПФА РАН, Р. I, оп. 19, № 2.

Рисунки акварелью растений, полученных из Сибири и выращенных из семян в академическом ботаническом саду заботами И. Аммана. ПФА РАН, Р. I, оп. 16, ед. хр. 1.

Собственноручные черновые рисунки и наброски растений. ПФА РАН, Р. I, оп. 16, № 8.

SUMMARY

The contribution of Academician Johann Amman (1707—1741) in establishment of the Botanical Garden of the Saint-Petersburg Academy of Sciences, and in development of botany in Russia is displayed and clarified.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9

© **Т. М. Королева, О. В. Хитун**

Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Часть 1. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 457 с.

T. M. KOROLEVA, O. V. KHITUN. *E. B. POSPELOVA, I. N. POSPELOV.* VASCULAR FLORA OF TAIMYR PENINSULA AND NEIGHBOURING TERRITORIES. PART 1. MOSCOW: KMK SCIENTIFIC PRESS, 2007. 457 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: khitun-olga@yandex.ru, oxyria@gmail.com
Поступила 19.03.2009

Необходимость ревизии огромного материала, накопленного по флоре Таймыра с конца 1930-х годов, и оценки разнообразия сосудистых растений Таймыра давно назрела, так как обобщающих публикаций после работы А. И. Толмачева (1932, 1935) по этой флоре не было. Эту задачу решает книга Е. Б. Поспеловой, И. Н. Поспелова. Она представляет собой полноценное законченное научное исследование, хотя авторы и обозначили ее как часть 1, планируя продолжить развернутый аналитический обзор.

Работа охватывает флору территории бывшего Таймырского автономного округа (ТАО), ныне Таймырского муниципального р-на Красноярского края, в его административных границах. Она включает в себя п-ов Таймыр, находящиеся в его секторе острова, а также примыкающие к нему с юга северные части плато Путорана и Анабарского плато и восток Гыданского п-ова. Фактический материал собран авторами в течение многолетних целенаправленных полевых исследований в этом регионе, продолжающихся и в настоящее время; привлечены также имеющиеся литературные данные и фондовые материалы.

Книга начинается главами об истории изучения флоры и характеристике физико-географических условий региона, написанными сжато, но очень профессионально и информативно. Ценно, что при характеристике климата авторы приводят кроме литературных данных и результаты собственных наблюдений, которые позволили им выявить наличие предгорной полосы более теплого мезоклимата к югу от гор Бырранга, отличающуюся повышенным флористическим богатством и характером растительности. В этом же разделе кратко охарактеризованы зональные изменения растительности, обсуждены проблемы разграничения зональных и подзональных выделов, в том числе наиболее дискуссионные вопросы о южной границе тундровой зоны и о положении лесотундры.

В главе «Методика сбора данных» авторы обсуждают целый ряд важных теоретических и методических проблем сравнительной флористики: содержание понятий конкретной и локальной флоры, допустимость сравнения списков с разной полнотой выявления флоры, предполагаемые причины неполного выявления флоры. Главной причиной недостаточного выявления флоры авторы считают кратковременность работ, отмечая, что необходим как минимум полный полевой сезон, а желательно несколько. Авторы оспаривают высказывание Ю. П. Кожевникова (1982) о возможности достаточно полно выявить флору участка (при маршрутном исследовании) за 2—3 дня и отмечают, что за такой короткий срок выявляется не более 80 % флоры (это в основном широко распространенные виды), тогда как 20 % неучтенных видов могут определять **своеобразие** данной флоры, с чем мы полностью согласны. Еще одной существенной причиной неполноты выявления флоры авторы считают слишком малую площадь обследования — классической минимальной площади в 100 км^2 недостаточно, они считают более адекватной площадь 300—400 км^2 на равнинах и примерно 500—600 км^2 в горных районах. Это не совпадает с данными исследований одного из рецензентов на Западной Чукотке, где оказалось достаточным обследование 300 км^2 даже в среднегорных массивах (Заславская, Петровский, 1981). Авторы отметили, что при составлении списков флоры только по гербарным коллекциям нередки случаи отсутствия в них тривиальных видов, не собранных в гербарий как раз из-за их обычности. Использованный Поспеловыми метод работы на основе предварительно составленной ландшафтной карты оптимизирует обследование территории и повышает полноту охвата разнообразия экотопов, с особым внимание к редким и специализированным экотопам.

Основой для составления конспекта таймырской флоры послужили флористические списки 105 ключевых участков, которые, хотя и неравномерно, но охватывают всю территорию ТАО. Все ключевые участки охарактеризованы в специальной главе по позициям, рекомендованным Ю. А. Юрцевым (1997) для паспортов локальных флор. Авторы разделяют флоры этих участков на категории по степени полноты выявления, что обеспечивает более корректную интерпретацию данных. В пунктах, изученных самими авторами, ландшафтные условия и растительность охарактеризованы более детально.

Основную часть книги составляет глава «Аннотированный список высших сосудистых растений Таймыра», занимающая 340 страниц. Список включает 859 таксонов в ранге вида или подвида. Отдельно приведены еще 29 сомнительных таксонов, упомянутых в каких-либо публикациях, но в присутствии которых на Таймыре у авторов есть веские основания сомневаться. Для каждого вида указаны широтно-зональный и долготный типы распространения, принадлежность к эколого-ценотической группе. Для редких видов указана категория редкости, отмечены адвентивные виды. Отличительной и очень ценной особенностью конспекта являются подробные аннотации к видам. Фактически авторами составлена подробная «биография» каждого вида на Таймыре, указано не только где и как он распространен, но и где вид более активен, какие экотопы предпочитает и как изменяются эти предпочтения в пределах территории «Флоры...». Столь подробная информация (как и та, что приведена при характеристике ключевых участков) может быть использована в работах по мониторингу и прогнозу изменений растительного покрова, по фитоиндикации. Отдельно хочется отметить профессиональные (с ландшафтоведческой точки зрения) характеристики местообитаний. Эта работа наглядно показывает преимущества работы методом конкретных флор и параллельного изучения состава локальной и парциальных флор, что и позволяет регистрировать изменения в экологии и распространении видов.

Номенклатуре видов авторы уделяют меньше внимания, что вполне оправданно, поскольку эти сведения подробно освещены в «Арктической флоре СССР», во «Флоре Сибири», в ставшем доступным в сети интернет Чеклисте сосудистых растений «Панарктической флоры» (http://www.biran.ru/projects/paf.), но приводят наиболее часто цитируемые синонимы. Принятые авторами названия и трактовки объема видов (по сводке С. К. Черепанова, 1995) не всегда удачны и иногда спорны, но они не умаляют достоинства этой работы и служат сохранению информации по каждому таксону независимо от его исходного ранга и современной трактовки. Важно то, что авторы всегда поясняют и аргументируют свою точку зрения. Для многих критических таксонов, сложных для определения (особенно для викарирующих подвидов), приводятся очень полезные комментарии, касающиеся диагностических признаков. Перечисление видов каждого семейства в конспекте предваряется небольшим обобщением о роли семейства во флоре и растительности региона.

Заключает книгу раздел «Общий анализ флоры», включающий таксономический, географический, эколого-ценотический и биоморфологический анализы аборигенной флоры (47 заносных видов, не проникающих в естественные сообщества, не вовлечены в анализ). Раздел сравнительно небольшой, поскольку детальному анализу авторы планируют посвятить следующую книгу — 2-ю часть работы. Наиболее удачно, на наш взгляд, написан таксономический анализ. Поскольку территория исследования охватывает несколько ботанико-географических подзон, флора ее весьма гетерогенна, что и отразилось на спектре ведущих семейств. Здесь уместно вспомнить о дискуссии, проходившей на нескольких совещаниях по сравнительной флористике (Неринга, 1983 г.; Кунгур, 1988 г.; Березинский заповедник, 1993 г.) о правомерности изучения и анализа флор территорий с искусственными, в том числе и административными, границами. На наш взгляд, флора любого административного образования может и должна изучаться, но при анализе ее нужно учитывать «неестественность» ее границ и интерпретировать полученные данные с привязкой к естественным границам. Проведенный Е. Б. и И. Н. Поспеловыми общий анализ четко показывает, как искусственность границ флоры (административный округ) отражается на ее составе и структуре. В составе ведущих чередуются семейства, характерные как для Бореальной, так и для Арктической флористических областей. Возглавляют спектр семейства, доминирующие в бореальных и гипоарктических флорах, а во второй триаде — семейства, наиболее многочисленные в арктических флорах. По этим показателям авторы относят свою флору к арктобореально-восточноазиатскому типу и арктическому подтипу. Показательны вычисленные авторами соотношения видового богатства ведущих семейств (*Cyperaceae*/*poaceae*, *Asteraceae*/*Poaceae*), оказавшиеся значительно более высокими, чем полученные для локальных флор сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики (Юрцев и др., 2002); правда, авторы не объясняют это различие. Оно обусловлено, несомненно, существенным обогащением семейств *Cyperaceae* и *Asteraceae* бореальными видами, характерными для северотаежных районов изученной территории. К тому же добавление этих территорий вдвое увеличило видовое богатство Таймыра в целом по сравнению, например, с приведенными в работе Н. В. Матвеевой (1998) данными для сводной флоры арктического Таймыра (395 видов). Неудивительно, что и в географическом анализе выявилось небольшое преобладание бореальной фракции. Анализ распределения представителей 15 ведущих семейств и 15 ведущих родов по широтным и долготным элементам и фракциям позволил авторам сделать заключение по истории формирования исследуемой флоры и подчеркнуть ее своеобразие. Именно в спектре 15 ведущих родов ярче всего проявился восточноазиатский характер флоры. Очень ценно предположение авторов о существовании в Таймыро-Путоранском регионе очага вторичного видообразования таких родов, как *Potentilla*, *Oxytropis*, *Puccinellia*, *Papaver*, *Taraxacum*, *Elymus*. Вполне вероятно, что центральная, горная и предгорная части Таймыра могли служить рефугиумом для пришедших с востока видов во время последнего оледенения. Авторы обозначили автохтонное ядро флоры таймырской Арктики, составленное, с одной стороны, древними циркумполярными арктоальпийскими, метаарктическими и арктическими видами (*Draba pauciflora*, *Dupontia psilosantha*, *Pleuropogon sabinii*, *Alopecurus alpinus*, *Puccinellia angustata*, *P. phryganodes*, *Ranunculus sabinii*, *R. sulphureus* и др.), а с другой — группой более молодых арктических и метаарктических восточносибирских и сибирских видов (*Puccinellia neglecta*, *Draba pohlei*, *D. prozorowskii*), а также молодых таймыро-путоранских эндемиков (*Puccinellia byrrangensis*, *P. gorodkovii*, *P. jenissejensis*, *Draba taimyrensis*, *D. sambukii*, *Oxytropis putoranica* и др.).

Значительно более кратко и схематично изложена в книге информация об эколого-ценотической и биоморфологической структуре исследованной флоры, тем не менее дающая общее представление о них.

Книга иллюстрирована качественными цветными фотографиями 80 видов и снабжена очень ценным приложением — компьютерным диском с картами распространения всех видов по территории Таймырского округа. Кроме того, электронный вариант этой книги представлен на сайте авторов http://byrranga.ru.

В заключение отметим, что книга написана очень хорошим литературным языком, легко читается, и, учитывая, что в ней освещены и на конкретных примерах проиллюстрированы еще и теоретические, и методические вопросы сравнительной флористики, мы рекомендуем ее ботаникам, геоботаникам, экологам разного профиля, преподавателям при составлении курса лекций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заславская Т. М., Петровский В. В. Применение метода конкретных флор при изучении горных районов Арктики (на примере Анюйского нагорья) // Биологические проблемы Севера: IX симпозиум. Ч. 1. Сыктывкар, 1981. С. 24.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна р. Малахай-Тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1362—1371.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 219 с.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярной комиссии АН СССР. Часть 1. Л. 1932. Вып. 8. С. 5—126; Часть 2. 1932. Вып. 13. С. 5—75; Часть 3. 1935. Вып. 25. С. 5—80.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 40—69.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.

УДК 019.941 : 002.01.58

© О. М. Афонина

Ryszard Ochyra, Ronald I. Lewis Smith, Halina Bednarek-Ochyra. The illustrated moss flora of Antarctica. Cambridge, 2008. 685 p. + XVII. (*Ришард Охыра, Рональд И. Льюис Смит, Галина Беднарек-Охыра*. Иллюстрированная флора мхов Антарктики. Кембридж, 2008. 685 с. + XVII)

O. M. AFONINA. *RYSZARD OCHYRA, RONALD I. LEWIS SMITH, HALINA BEDNAREK-OCHYRA*. THE ILLUSTRATED MOSS FLORA OF ANTARCTICA. CAMBRIDGE, 2008 685 p. + XVII

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: stereodon@yandex.ru
Поступила 06.05.2009

Авторы книги — польский бриолог R. Ochyra и английский специалист по экологии споровых растений R. I. Lewis Smith — являются крупнейшими исследователями Антактики. H. Bednarek-Ochyra известна как систематик рода *Racomitrium* s. l. и превосходный иллюстратор многочисленных бриологических работ. Публикация данной книги — важное событие для всех бриологов. Это первая исчерпывающая сводка по всем таксонам мхов Антарктики, основанная на изучении как современных сборов, так и на критической ревизии коллекций мхов, собранных предыдущими исследователями и хранящихся в разных гербариях мира.

Вдохновителем этой работы был Stanley W. Green. Он разработал проект издания «Флора мхов Антарктиды» и в начале 1960-х годов со своими коллегами начал ревизию мхов, но с прекращением финансирования в середине 1980-х годов исследования были приостановлены. И только в 1995 г. работы над «Флорой Антарктики» были возобновлены R. Ochyra.

Книга включает в себя Введение, шесть глав, словарь терминов, список использованной литературы, индекс латинских названий. Вводную часть предваряет раздел, в котором приводятся списки новых комбинаций и статусов, предложенных в данной работе, синонимов, эпитипов и новых лектотипов и неотипов. Во Введении дается краткая характеристика биогеографических зон, описание климата и геологии.

В главе, посвященной истории изучения мхов в Антарктике, приводится детальный анализ всех исследований. Глава сопровождается двумя очень информативными таблицами. В первой таблице перечислены все коллекции (17), собранные в Антарктике за период с 1829 по 1941 г., во второй приводятся таксоны мхов, которые были опубликованы за период с 1883 по 2007 г., здесь также содержатся ссылки на публикации, выделены названия таксонов, принятых в настоящее время, а также таксоны, описанные на антарктическом материале, и ряд других ценных сведений. За период с 1897 по 1961 г. в литературе для Антарктики указывалось 112 таксонов (83 вида, 18 разновидностей и 8 форм), из них 58 (40 видов, 12 разновидностей и 6 форм) были описаны как новые для науки. В ходе последующего критического изучения коллекций реальная цифра сократилась до 45 видов и 1 разновидности за счет того, что многие таксоны оказались идентичными другим либо были ошибочно определены. В течение последних 50 лет интенсивных исследований список принятых таксонов увеличился почти в 2 раза: от 46 в 1957 г. до 113 в 2008 г.

В третьей главе рассматриваются природные условия и экология мхов Антарктики. Особый интерес здесь представляет раздел, посвященный мхам экстремальных местообитаний. Приводятся данные о мхах, которые встречаются за пределами 80° ю. ш. и на высоте более 1500 м. Описываются мхи геотермальных местообитаний в активных вулканических областях. Отмечается, что вокруг кратеров вулканов бриофиты образуют отчетливые зоны, в каждой из которых доминируют определенные виды мхов и печеночников. Состав этих зон определяется температурой субстрата. При температуре окружающей среды 0—2 °С температура внутри дернины *Campylopus spiralis* и *Sanionia uncinata* зарегистрирована 50 °С, а в пограничном слое ниже моховой дернины — 85 °С. Также интересные данные приводятся по мхам, растущим в воде, отмечается произрастание биполярного вида с очень широкой экологией *Bryum pseudotriquetrum* в озерах на глубине от 9—31 до 81 м. Характеризуются полупсаммофитные сообщества, которые существуют в очень нестабильных условиях и ежегодно закрываются илом и песком на несколько сантиметров.

В главе «Разнообразие и фитогеография флоры мхов» дается обзор изучения умеренно-холодных и холодных регионов Южного полушария. Приводятся в табличной форме основные флористические обработки по отдельным регионам, а также таксономические обработки отдельных родов и семейств. Сравниваются арктические и антарктические флоры и отмечается более низкое разнообразие флор южных регионов. Показано, что богатство флор в Антарктике снижается с севера на юг. Так, на Южных Шетландских островах отмечено наибольшее разнообразие мхов — 87 видов и одна разновидность, а в континентальной Антарктике зарегистрировано 24 вида и одна разновидность. Представлен анализ видового разнообразия по секторам, анализ частоты встречаемости видов. Приводятся данные по репродуктивному состоянию видов мхов в Антарктике. Для географического анализа флоры мхов Антарктики авторами была использована система, впервые разработанная J. J. Engel (1978) для печеночников южных регионов, которая успешно использовалась для флоры печеночников Антарктики (Bednarek-Ochyra et al., 2000). Выделяется 6 крупных фитогеографических элементов, которые с учетом долготного распространения видов подразделяются на 16 субэлементов. Подробно рассматривается состав каждого элемента, при этом затрагиваются вопросы проникновения тех или иных видов на Антарктический континент. Небольшой раздел в этой главе посвящен вопросу происхождения флоры мхов Антарктики, кратко обсуждаются существующие гипотезы.

Основное место в книге отводится таксономической части, эта глава — «Systematic accounts of the taxa» — самая объемная, занимает 531 с. Ей предшествует глава, в которой описываются цели и задачи исследования, изученные коллекции и порядок расположения информации в таксономической главе. Перед авторами книги стояла задача не только обобщить все имеющиеся данные по флоре мхов Антарктики, но уточнить статус многих таксонов, проверить и критически изучить коллекции, на основе которых приводились сомнительные и неточные указания. Созданию данной книги предшествовали публикации флоры мхов о-ва Кинг-Джордж (Ochyra, 1998), чек-листа мхов Антарктики (Ochyra et al., 1998) и многочисленных таксономических работ. В ходе исследования был описан целый ряд новых таксонов, сделано много новых комбинаций. Всего было изучено около 10 000 образцов мхов, в их числе исторические коллекции, хранящиеся в различных гербариях мира, и современные коллекции, преимущественно собранные авторами.

В результате проведенных исследований для Антарктики было выявлено 111 видов и 2 разновидности. Материал в таксономической главе излагается четко, приводимая информация по каждому таксону строго структурирована. Все таксоны расположены в соответствии с системой W. R. Buck, B. Goffinet (2000) и B. Goffinet, W. R. Buck (2004), с некоторыми модификациями и изменениями, которые основаны на собственных представлениях авторов об эволюции и филогении. Эта система представлена в самом начале главы. Дан дихотомический ключ для определения всех 55 родов. После родового ключа даются общая характеристика отдела *Bryophyta* и ключ для классов, их во флоре Антарктики 3 — *Andreaeopsida, Polytrichopsida, Bryopsida*. В пределах каждого рода имеются ключи для определения видов. Для таксонов всех рангов, от отдела *Bryophyta* до видов и разновидностей, даются детальные описания. Для всех названий таксонов цитируется тип, для родов и видов приводятся синонимы.

Описания каждого вида и разновидности сопровождаются развернутыми комментариями, в которых обсуждаются особенности морфологии данного таксона, затрагиваются связанные с ним таксономические проблемы, описываются отличия от близких таксонов и т. д. Приводятся сведения о репродуктивном состоянии, отмечается, как часто и обильно встречаются спорофиты. На основе полевых исследований и этикеточных данных образцов для каждого вида дается эколого-ценотическая характеристика.

Распространение видов и разновидностей в Антарктике описано и проиллюстрировано точечными картами, составленными на основе изученных образцов и с учетом литературных данных. Общее распространение видов представлено либо на отдельной карте, либо на врезке. Информация по каждому виду заканчивается перечнем изученных образцов. Для редких видов цитируются все образцы, для обычных приводятся только репрезентативные. Виды, которые указывались для Антарктики ошибочно, перечисляются отдельно для каждого семейства в заключительном разделе «Исключенные виды».

Особое место в этой главе занимают иллюстрации, превосходно выполненные H. Bednarek-Ochyra. За иллюстрации, выполненные к этой книге она получила в 2009 г. награду Jill Smythies Award от Линнеевского общества. Иллюстрации выполнены для каждого вида и разновидности. На рисунках представлены детали строения гаметофита и спорофита, показано, как тот или иной признак может варьировать у каждого вида. Конечно, большое значение имеет то, что художник в данном случае сама является высоко квалифицированным бриологом-систематиком и в своих рисунках смогла отразить самые важные диагностические признаки таксонов.

Завершает работу словарь терминов на 16 с., библиографический список на 59 с. и индекс латинских названий (с. 665—685).

Книга является исчерпывающей современной сводкой по флоре и систематике антарктических мхов, она также содержит ценную информацию по многим общим таксономическим вопросам бриологии и, несомненно, является крупным вкладом в мировую таксономию, номенклатуру и биогеографию мхов. Несомненно, это издание будет очень полезно и для отечественных бриологов, прежде всего для тех, кто работает в полярных областях — в Арктике и Антарктике.

Информация о книге размещена на сайте издателя, www.cambridge.org/9780521814027.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bednarek-Ochyra H., Váňa J., Ochyra R., Lewis Smith R. I. The liverwort flora of Antarctica. Crakow, 1990. xv + 236 + [2] p.

Buck W. R., Goffinet B. Morphology and classification of mosses // A. J. Shaw, B. Goffinet (eds). Bryophyte biology. Cambridge University Press. 2000. P. 71—123.

Engel J. J. A taxonomic and phytogeographic study of Brunswick Peninsula (Strait of Magellan). *Hepaticae* and *Anthocerotae* // Fieldiana. Botany. 1978. Vol. 41. P. 1—319.

Goffinet B., Buck W. R. Systematics of the *Bryophyta* (mosses): from molecules to a revised classification // B. Goffinet, V. Hollowell, R. Magill (eds). Molecular systematics of bryophytes. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. 2004. Vol. 98. P. 205—239.

Ochyra R. The moss flora of King George Island, Antarctica. Cracow, 1998. xxiv + 279 p.

Ochyra R., Bednarek-Ochyra H., Lewis Smith R. I. 170 years of research of the Antarctic moss flora // P. Głowacki, J. Bednarek (eds). Polish Polar Studies. 25th Polar Symposium. The 100th anniversary of Prof. Henryk Arctowski's and Prof. Antoni Bolesław Dobrowolski's participation in the Belgica expedition to the Antarctic in 1887—1889. Warszawa, 1998. Institute of Geophysics of the Polish Academy of Sciences. Warszawa, 1998. P. 159—177.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 11)

Стр.

ALGAE

Aulacoseira nivaloides (Camburn) Genkal et Kulikovskiy stat. nov. 1701

Aulocoseira septentrionalis (Camburn et Charles) Genkal et Kulikovskiy stat. nov. 1702

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира, числам хромосом — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная.., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Грейтер В. и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., *Murty G. S.* Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов. Гербарий присылать на имя ответственного секретаря Редакционной коллегии Малышевой Н. В. Далее он передается на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 11)

Page

Vasilevich V. I. Dry herb pine forests in the Eastern Europe 1601
Kurkin K. A. Turf-forming meadow grass species, sod dynamics, its effect on soil moistening and aeration (in the context of sod pedogenesis theory) 1614

COMMUNICATIONS

Kulikovskiy M. S. Species composition and morphology of the pennate diatoms (*Bacillariophyta*) from some sphagnous bogs of the Russian Plain. 4. *Achnanthaceae* 1625
Romanov R. E., Kipriyanova L. M. Species diversity of *Charophyta* in waterbodies of West-Siberian Plain forest-steppe and steppe 1632
Popova S. S., Yakovleva O. V. Seed morphology and anatomy of extant and fossil species of *Vitis* and *Ampelopsis* (*Vitaceae*) 1647
Pukinskaya M. Yu. Spruce stands forming in storm gaps of Central Forest Reserve and problem of spruce forest natural regeneration 1657
Gerling N. V., Zagirova S. V. Structure and photosynthesis of *Juniperus sibirica* (*Cupressaceae*) needles in the Northern Urals 1672

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Punina E. O., Mordak E. V. Synopsis of Caucasian species of the genus *Paeonia* (*Paeoniaceae*) 1681

FLORISTIC RECORDS

Sudakova E. A., Egorova I. N. On the record of *Percursaria percursa* (*Ulvaceae, Chlorophyta*) in mineral springs of the Central Siberia 1697
Genkal S. I., Kulikovskiy M. S., Dorofeyuk N. I. The *Centrophyceae* from the Nur sphagnous bog (Mongolia) 1700
Kozhevnikova Z. V., Kozhevnikov A. E. *Elodea densa* (*Hydrocharitaceae*), a new adventive species for the flora of Asian Russia 1705
Abramova L. A., Varlygina T. I., Novikov V. S., Oktyabreva N. B., Filin V. R., Cherenkov A. E. Floristic findings of the Solovetsky (Islands White Sea) 1710
Barkalov V. Yu., Yakubov V. V., Taran A. A. Floristic records in Sakhalin and the Kuril Islands 1715

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Nikolaev V. A. On the method of collection slides preparation of diatom type specimens (*Bacillariophyta*) 1726

HISTORY OF SCIENCE

Firsov G. A., Volchanskaya A. V. Johann Amman (1701—1741) and the Botanical Garden of the Saint-Petersburg Academy of Sciences 1729

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Koroleva T. M., Khitun O. V. *E. B. Pospelova, I. N. Pospelov.* Vascular flora of Taimyr Peninsula and neighbouring territories. Part I. Moscow: KMK Scientific Press, 2007. 457 p. 1739
Afonina O. M. White Sea *Ryszard Ochyra, Ronald I. Levis Smith, Halina Bednarek-Ochyra.* The illustrated moss flora of Antarctica. Cambridge, 2008. 685 p. + XVII 1743
Index of new plant names 1747
Rules for the authors 1748

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 11)

Стр.

Василевич В. И. Сухотравные сосняки Восточной Европы 1601

Куркин К. А. Дернообразующие виды луговых трав, динамика дернины, ее влияние на увлажнение и аэрацию почвы (в связи с теорией дернового процесса) . . . 1614

СООБЩЕНИЯ

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 4. *Achnanthaceae* 1625

Романов Р. Е., Киприянова Л. М. Видовой состав *Charophyta* водоемов лесостепи и степи Западно-Сибирской равнины 1632

Попова С. С., Яковлева О. В. Морфология и анатомия семян современных и ископаемых видов *Vitis* и *Ampelopsis* (*Vitaceae*) 1647

Пукинская М. Ю. Формирование еловых древостоев на сплошных вывалах Центрально-лесного заповедника и проблема естественного восстановления ельников . . 1657

Герлинг Н. В., Загирова С. В. Структура и фотосинтез хвои *Juniperus sibirica* (*Cupressaceae*) на Северном Урале 1672

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Пунина Е. О., Мордак Е. В. Конспект кавказских видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) 1681

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Судакова Е. А., Егорова И. Н. О нахождении *Percursaria percursa* (*Ulvaceae, Chlorophyta*) в минеральных источниках Центральной Сибири 1697

Генкал С. И., Куликовский М. С., Дорофеюк Н. И. Центрические диатомовые (*Centrophyceae*) сфагнового болота Нур (Монголия) 1700

Кожевникова З. В., Кожевников А. Е. *Elodea densa* (*Hydrocharitaceae*) — новый заносный вид для флоры Азиатской России 1705

Абрамова Л. А., Варлыгина Т. И., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Филин В. Р., Черенков А. Е. Флористические находки на Соловецких островах (Белое море) 1710

Баркалов В. Ю., Якубов В. В., Таран А. А. Флористические находки на Сахалине и Курильских островах 1715

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Николаев В. А. О методике приготовления препаратов типовых образцов видов *Bacillariophyta* 1726

ИСТОРИЯ НАУКИ

Фирсов Г. А., Волчанская А. В. Иоганн Амман (1707—1741) и ботанический сад Петербургской Академии наук 1729

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Королева Т. М., Хитун О. В. *Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов.* Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Часть 1. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 457 с. 1739

Афонина О. М. *Ryszard Ochyra, Ronald I. Lewis Smith, Halina Bednarek-Ochyra.* The illustrated moss flora of Antarctica. Cambridge, 2008. 685 p. + XVII (*Ришард Охыра, Рональд И. Льюис Смит, Галина Беднарек-Охыра.* Иллюстрированная флора мхов Антарктики. Кембридж, 2008. 685 с. + XVII) 1743

Указатель новых названий растений 1747

Правила для авторов 1748

Для заметок

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 11. 1601—1752.